

**Molekulare und morphologische Untersuchungen zur
Phylogenie der Provannidae (Caenogastropoda)
hydrothermaler Systeme**

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Kathrin Sobjinski

aus Hamburg

Marburg/Lahn
2002

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg als Dissertation am
.....29.05.2002.....angenommen.

Erstgutachter: HD Dr. L.A. Beck.....

Zweitgutachter: Prof. Dr. H.-W. Bohle.....

Tag der mündlichen Prüfung am:31.05.02.....

INHALT

1. Einleitung.....	4
2. Material.....	9
2.1. Anmerkungen zur verwendeten Nomenklatur	10
3. Molekulare Analyse	13
3.1. DNA-Isolation, Amplifikation, Klonierung und Sequenzierung	13
3.1.1. DNA-Isolation.....	13
3.1.2. Amplifikation.....	14
3.1.3. Klonierung und Sequenzierung.....	15
3.2. Auswertung der Sequenzdaten.....	16
3.2.1. Alinierung	16
3.2.2. Phylogenetische Analyse	17
3.2.2.1. Maximum Parsimony (MP)	19
3.2.2.2. MP mit "topological constraint" und "significantly less parsimonious" Test (SLP-Test)	19
3.2.2.3. Maximum Likelihood (ML).....	20
3.2.2.4. Likelihood-Ratio-Test (LRT-Test)	20
3.2.2.5. Neighbour Joining (NJ).....	21
3.2.3. Baumstatistik.....	21
4. Ergebnisse der molekularen Analyse	22
4.1. Ergebnisse für Fragment A	22
4.1.1. MP-Analyse	22
4.1.2. MP-Analysen mit "topological constraint"	24
4.1.3. ML-Analyse	27
4.1.4. NJ-Analyse.....	28
4.1.5. Zusammenfassung der Ergebnisse der molekularen Analysen von A	28
4.2. Ergebnisse für Fragment AB.....	30
4.2.1. MP-Analyse	30
4.2.2. ML-Analyse	32
4.2.3. NJ-Analyse.....	32
4.2.4. Zusammenfassung der Ergebnisse der molekularen Analysen von AB	32
5. Diskussion der molekularen Analyse	34
5.1. Diskussion der molekularen Methoden.....	34
5.1.1. DNA-Extraktion und -Amplifikation.....	34
5.1.2. Sequenzeditierung und Alinierung.....	35
5.1.3. Analyseverfahren	36

5.1.3.1. Maximum Parsimony (MP)	36
5.1.3.2. Maximum Likelihood (ML).....	37
5.1.3.3. Neighbour Joining (NJ).....	37
5.1.3.4. Baumstatistik.....	37
5.2. Diskussion der Ergebnisse der molekularen Analyse	38
6. Morphologische Analyse.....	41
6.1. Datenaufnahme	41
6.1.1. Schale.....	41
6.1.2. Weichkörper.....	41
6.1.3. Radula	41
6.2. Untersuchte Taxa	42
6.3. Datenanalyse	42
6.4. Morphologische Merkmale	43
6.4.1. Schalenmerkmale (1-6).....	43
6.4.2. Weichkörpermerkmale (7-37).....	45
6.4.2.1. Kopffuß- und Mantelstrukturen	45
6.4.2.2. Kieme	46
6.4.2.3. Reproduktionsorgane	47
6.4.2.4. Nervensystem und Sinnesorgane	50
6.4.2.5. Verdauungstrakt	51
6.4.2.6. Niere.....	52
6.4.3. Radulamerkmale (38-52)	52
6.4.3.1. Rhachiszahn (RZ)	53
6.4.3.2. Lateralzahn (LZ)	54
6.4.3.3. Marginalzähne (MZ)	54
7. Ergebnisse der morphologischen Analyse	55
7.1. Analyse mit gleich gewichteten Merkmalen.....	55
7.2. Analyse mit skalierten Merkmalsgewichtung.....	57
7.3. Zusammenfassung der Ergebnisse der morphologischen Analyse	57
8. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Provannidae	60
8.1. Beschreibung der Gattungen	60
8.1.1. Ifremeria.....	60
8.1.2. Alviniconcha	62
8.1.3. Provanna.....	63
8.1.4. Desbruyeresia.....	67
8.2. Familienmerkmale der Provannidae	67
8.3. Verwandtschaftshypothesen innerhalb der Provannidae	68

9. Diskussion der morphologischen Analyse	71
9.1. Diskussion der phylogenetischen Analyse.....	71
9.2. Diskussion der Merkmale	72
9.2.1. Schalenmerkmale	72
9.2.2. Weichkörpermerkmale.....	75
9.2.3. Radulamerkmale	80
9.3. Diskussion der morphologischen Stammbaumentwürfe.....	83
10. Biogeographie der Provannidae	86
11. Systematische Stellung der Provannidae	93
12. Zusammenfassung.....	97
13. Literaturverzeichnis.....	99

Bildtafeln

Anhang I

Anhang II

Anhang III

Disclaimer: All new names and nomenclatural acts published in this work are disclaimed for nomenclatural purposes.

1. EINLEITUNG

Vor etwa 25 Jahren überraschte die Entdeckung einer reichhaltigen, bis dahin unbekannten, benthischen Tiefseefauna an den 1977 am Galapagos Rift erstmalig untersuchten Tiefseehydrothermen. Bis dahin galt die Tiefsee als relativ artenarm mit nur geringer Biomasseproduktivität (GÖTTING et al. 1988, GAGE & TYLER 1992, TARDENT 1993). In der Folge wurde von weiteren Tiefseehydrothermen am Ostpazifischen Rücken, Juan de Fuca Ridge, Guaymas Basin und Quellen des Westpazifiks sowie des Mittelatlantischen Rückens als "Oasen" der Tiefsee berichtet (LONSDALE 1977, CORLISS et al. 1979, GRASSLE 1986, RONA et al. 1986, HESSLER & LONSDALE 1991).

Dort strömt Thermalwasser je nach geologischen Gegebenheiten und physikalischen Bedingungen mit Temperaturen bis zu 400°C und mit gegenüber dem Seewasser veränderten Ionenkonzentrationen (vor allem H₂S, CH₄, CO₂, Mn²⁺, Fe²⁺, H₂, Schwermetalle, Buntmetalle und H⁺) aus dem Ozeanboden aus (EDMOND et al. 1982, EDMOND & VON DAMM 1985, FOUQUET et al. 1991). Treten diese hochangereicherten Fluide in Kontakt mit dem nur 2-3°C kühlen Tiefseewasser, kommt es zur Bildung von Eisensulfiden, Calciumsulfaten, Eisenhydroxid und Manganoxid, aus denen sich massive Erzkörper bilden können, die, wenn sie schlotartig gebaut sind, auch als "Schwarze Raucher" und "black smoker" bezeichnet werden. Neben diesen sogenannten "hot vents" wurden zunehmend auch ähnliche Lebensgemeinschaften an sogenannten "cold seeps" untersucht, an denen ebenfalls schwefel- und methanreiche Fluide aus dem Boden austreten, die aber keine erhöhten Temperaturen aufweisen.

Besonders der Schwefelwasserstoff und das Methan können von chemoautotrophen Bakterien zu einer lichtunabhängigen Primärproduktion genutzt werden, auf der die Nahrungskette dieser ganz speziellen, größtenteils endemischen Fauna basiert.

Neben den Pogonophora, den Polychaeta, den Crustacea und den Bivalvia gehören die Gastropoda zu den dominierenden Taxa dieser bis dahin unbekannten Fauna (TUNNICLIFFE et al. 1998). Sie sind von allen bisher untersuchten Quellenfeldern (s. Abb. 1) bekannt. Eine Vielzahl bislang unbekannter Gastropodenarten ist in den vergangenen Jahren beschrieben worden (MCLEAN 1985, 1988a,b, 1989, 1990a,b, 1993, OKUTANI & OHTA 1988, OKUTANI et al. 1993, WARÉN & BOUCHET 1986, 1989, 1993, 2001, BECK 1991, 1992a,b, 1993, 1996a,b, 2002).

Über diese Artbeschreibungen hinaus ist nur wenig über ihre taxonomische Einordnung, besonders auf höherem systematischen Niveau, und ihre Phylogenie bekannt. Dies liegt nicht in erster Linie an dem kurzen Bekanntheitszeitraum der Taxa, sondern an dem hochgradigen Endemismus der Hydrothermalfauna (95% der Arten, 58% der Gattungen, 22% der Familien kommen ausschließlich an Hydrothermalquellen vor; vgl. TUNNICLIFFE 1991). Dieser Endemismus ist sowohl mit der für die übrigen Tiefseebewohner toxischen Zusammensetzung der hydrothermalen Flüssigkeit, als auch mit den stark schwankenden abiotischen Faktoren dieses Lebensraumes zu erklären (TUNNICLIFFE et al. 1985, CHEVALDONNÉ et al. 1991), die eine Reihe von Spezialanpassungen erfordern (VISMANN 1991, BECK 1994).

Viele der neu beschriebenen Taxa konnten bisher keinen bekannten Gruppen zugeordnet werden und gerade bei den Gastropoden hat dies zu einem Überdenken der bisherigen Vorstellungen der Gastropodenevolution geführt (MCARTHUR & KOOP 1999, LINDBERG & PONDER 2001). Dies gilt besonders für einige basale Caenogastropodengruppen (Provannidae) und hat innerhalb der "Archaeogastropoda" zur Errichtung eines Sammeltaxons "hot vent taxa" geführt (HASZPRUNAR 1988, PONDER & LINDBERG 1996, 1997), deren Vertreter weder den Rhipidoglossa, Patellogastropoda noch den Neritimorpha eindeutig zugeordnet werden können.

Eine Klärung dieser Fragen ist nur durch phylogenetische Analysen der jeweiligen Taxa zu erreichen, die gleichzeitig Erkenntnisse zur Evolution und dem Ursprung der Hydrothermalfauna insgesamt beisteuern, als auch ein wichtiges Werkzeug darstellen, um die biogeographischen Muster und Hypothesen zu Ausbreitungsmechanismen zu überprüfen (TUNNICLIFFE 1991, TUNNICLIFFE & FOWLER 1996).

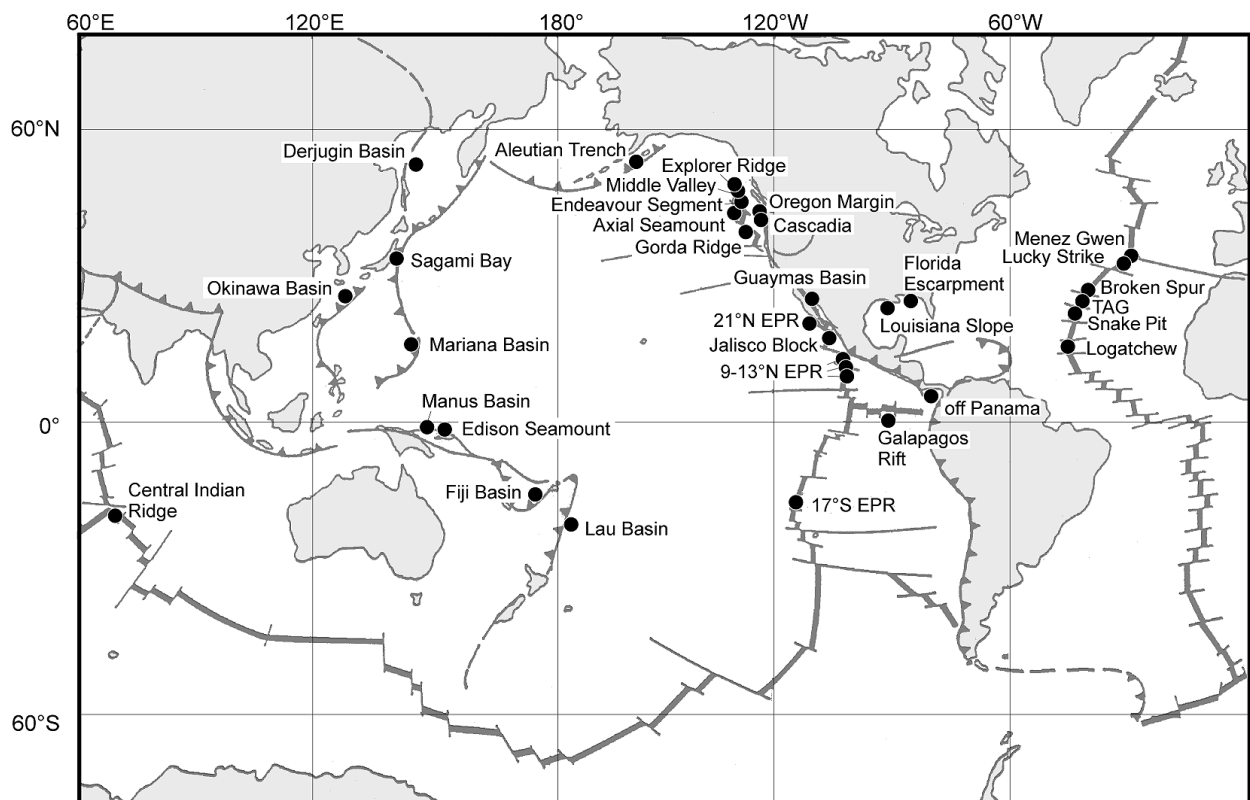


Abb. 1: Bisher untersuchte Fundorte hydrothermaler Gastropoden.

Für die folgende phylogenetische Untersuchung wurde die ebenfalls nur an "hot vents" und "cold seeps" vorkommende Familie der Provannidae WARÉN & PONDER, 1991 ausgewählt, die im Gegensatz zu den meisten Gastropoden der hydrothermalen Systeme den Caenogastropoden und nicht den "Archaeogastropoda" zugeordnet wird, deren Überfamilienzugehörigkeit aber ungeklärt ist.

In dieser Familie werden die vier Gattungen *Alviniconcha*, *Ifremeria*, *Provanna* und *Desbruyeresia* geführt. Ausser den beiden fossilen Arten *Desbruyeresia antiqua* und *Provanna antiqua* handelt es sich um rezente Arten. Bis auf die Typusart von *Provanna* (*Provanna lomana* DALL, 1918) und die von DALL (1908) zunächst als *Cerithioderma pacifica* beschriebene *P. pacifica* sind alle Arten erst nach der Enddeckung der "hot vents" und "cold seeps" beschrieben worden. Auch in der Faunenbeschreibung bei DALL (1908) wird von einer auffällig großen Muschel (*Vesicomys*) berichtet, die heute als Vertreter chemosynthetischer Lebensgemeinschaften bekannt ist. Im Folgenden sind die zu den Provannidae gestellten Arten unter der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Nomenklatur aufgeführt:

Prosobranchia MILNE-EDWARDS, 1848

Caenogastropoda COX, 1959

Ü.Fam. ?

Fam. PROVANNIDAE WARÉN & PONDER, 1991

Alviniconcha hessleri OKUTANI & OHTA, 1988

Ifremeria nautiliei BOUCHET & WARÉN, 1991 (syn. *Olgaconcha tufari* BECK, 1991)

Provanna pacifica (DALL, 1908)

P. lomana DALL, 1918

P. ios WARÉN & BOUCHET, 1986

P. muricata WARÉN & BOUCHET, 1986

P. goniata WARÉN & BOUCHET, 1986

P. variabilis WARÉN & BOUCHET, 1986

P. macleani WARÉN & BOUCHET, 1989

P. nassariaeformis OKUTANI, 1990

P. segonzaci WARÉN & PONDER, 1991

P. laevis WARÉN & PONDER, 1991

P. sculpta WARÉN & PONDER, 1991

P. admetoides WARÉN & PONDER, 1991

P. buccinoides WARÉN & BOUCHET, 1993

P. glabra OKUTANI, TSUCHIDA & FUJIKURA, 1992

† *P. antiqua* SQUIRES, 1995

Desbruyeresia melanioides WARÉN & BOUCHET, 1993

D. cancellata WARÉN & BOUCHET, 1993

D. spinosa WARÉN & BOUCHET, 1993

D. marianaensis (OKUTANI, 1990)

† *D. antiqua* BANDEL & KIEL, 2000

Von diesen Arten waren *A. hessleri*, *I. nautili* und rezente Vertreter der Gattung *Desbruyeresia* lange Zeit ausschließlich von "hot vents" des West- und Südwestpazifiks bekannt, aktuell werden Funde (*Alviniconcha*, *Desbruyeresia* oder *Provanna*) auch von Quellen des Indischen Ozeans (HASHIMOTO et al. 2001, VAN DOVER et al. 2001) berichtet. Die Arten der Gattung *Provanna* sind sowohl geographisch als auch ökologisch weniger stark begrenzt. Sie kommen im Pazifik und Westatlantik sowohl an "hot vents" als auch an "cold seeps" vor und es gibt Nachweise von zwei Arten auf sinkendem Treibholz, das ebenfalls zu den chemosynthetischen Lebensräumen gerechnet wird (TUNNICLIFFE et al. 1998).

Die fossile Art *P. antiqua* stammt aus der Lincoln Creek Formation aus dem Oberen Oligozän/Eozän, Washington. Es handelt sich dabei um eine fossile chemosynthetische Lebensgemeinschaft (SQUIRES 1995, GOEDERT & CAMPBELL 1995). *D. antiqua* wurde im Campan (Obere Kreide) des Pumanous Olistostrom Torallolas, Nord-Ost Spanien, gefunden, das einen ehemals küstennahen Lebensraum repräsentiert, für den keine Belege einer chemosynthetischen Gemeinschaft vorliegen (BANDEL & KIEL 2000).

Wie bereits erwähnt, wird die Zuordnung der Provannidae zu einer Überfamilie kontrovers diskutiert. Es liegen verschiedene Vorschläge vor, die jeweils auf morphologischen Befunden einzelner Vertreter der Familie beruhen, die Familie als Ganzes wurde noch nicht behandelt. In der Arbeit zur Gastropodenphylogenie von PONDER & LINDBERG (1997) werden die Provannidae zwar mitbehandelt, aber die verwendeten Merkmale beziehen sich nur auf Vertreter der Gattung *Provanna*. Außerdem ließen sowohl die Taxawahl als auch die Fragestellung dieser Arbeit keine Aussage zur Überfamilienzugehörigkeit der Provannidae zu (PONDER & LINDBERG 1997).

Auch in molekularsystematischen Arbeiten (z.B. HARASEWYCH et al. 1998, MCARTHUR & KOOP 1999) wurden die Provannidae bisher nicht berücksichtigt.

So siedeln OKUTANI & OHTA (1988) *Alviniconcha* bei den Trichotropidae (Calyptraeoidea) an. In dieser Familie hat auch DALL (1918) die Typusart von *Provanna* als ?*Trichotropis* (*Provanna*) *lomana* beschrieben. WARÉN & BOUCHET (1986) stellen *Provanna* unter Vorbehalt zu den Cerithioidea. BECK (1991) diskutiert für *Olgaconcha* (= *Ifremeria*) ebenfalls verwandtschaftliche Nähe zu den Cerithioidea oder den Architaenioglossa. HEALY (1990) spricht sich für die Zugehörigkeit von zwei *Provanna*-Arten zu den Littorinoidea aus. Schließlich stellen WARÉN & PONDER (1991) die Provannidae zu den Loxonematoidea, da Ähnlichkeiten mit dem einzigen rezenten Vertreter (*Abyssochrysos*) dieser ansonsten paläo-mesozoischen Überfamilie festzustellen sind. Auch wird die Zuordnung von *Alviniconcha* und *Ifremeria* zur Familie der Provannidae von WARÉN & BOUCHET (1993) nicht näher begründet, aber zumindest für *Alviniconcha* von einer Spermienstrukturuntersuchung von HEALY (1992) unterstützt.

PONDER & LINDBERG (1997) siedeln die Familie innerhalb der von ihnen errichteten Hypsogastropoda (= Caenogastropoda ohne Architaenioglossa, Cerithioidea und Campaniloidea) an. Hinzu kommt, dass die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der basalen

Caenogastropoden unklar sind und die Abgrenzung verschiedener Überfamilien nicht einheitlich verwendet wird.

Unter Berücksichtigung der vorliegenden Hypothesen wird in der folgenden Arbeit sowohl mit molekularen als auch mit morphologischen Daten eine phylogenetische Analyse durchgeführt. Die Arbeit gliedert sich dementsprechend in die beiden Hauptabschnitte "Molekulare Analyse" und "Morphologische Analyse", gefolgt von einer abschließenden Diskussion der gemeinsamen Ergebnisse. Die folgenden Fragestellungen werden behandelt:

1. Welcher Überfamilie gehören die Provannidae an?
2. Handelt es sich bei den Provannidae um eine durch Synapomorphien begründete monophyletische Einheit? Welche Gattungen sind den Provannidae zuzuordnen?
3. Welchen taxonomischen Status hat das unbestimmte Material?
4. Wie ist das heutige Verbreitungsmuster entstanden und wo liegt der geographische Ursprung der Familie?
5. Auf welchen erdgeschichtlichen Zeitraum lässt sich der Ursprung der Provannidae datieren?
6. Wie sind die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der basalen Caenogastropoden?

2. MATERIAL

In der vorliegenden Arbeit standen die beiden Arten *Alviniconcha hessleri* und *Ifremeria nautilei*, sowie Vertreter der Gattung *Provanna* im Mittelpunkt der Untersuchungen. Dazu lagen sowohl für die morphologischen als auch für die genetischen Analysen Exemplare aus unterschiedlichen Tiefsee-Expeditionen vor.

Umfangreiches Material der OLGA II- Forschungsfahrt zum Manus Basin (Leitung: W. TUFAR, Fachbereich Geologie der Universität Marburg) beinhaltet die beiden Arten *Ifremeria nautilei* und *Alviniconcha hessleri*. Weiterhin wurden von C. BOROWSKI (Universität Hamburg) fünf tiefgefrorene Exemplare von *I. nautilei* aus dem Manus Basin von der deutschen Forschungsfahrt HYFIFLUX zur Verfügung gestellt.

Typusmaterial (Schalen) von 11 Arten der Gattung *Provanna* stammten aus dem Smithsonian United States National Museum (USNM), Washington (s. Tabelle 1). Weitere Vertreter der Gattung wurden von V. TUNNICLIFFE (University of Victoria, Canada), J. VOIGHT (Field Museum of Natural History, Chicago), H. SAHLING (Geomar, Kiel), S. GALKIN (Shirshov Institut, Moskau) und L. ANDERSON (University of London) zur Verfügung gestellt. Für die genaue Herkunft der Exemplare mit Weichkörper aus der Familie der Provannidae s. Tabelle 2. Die Lage der Fundorte ist der Übersicht in Abb. 1 zu entnehmen. Daten für die ebenfalls zu den Provanniden gehörende Gattung *Desbruyeresia* wurden der Literatur (WARÉN & BOUCHET 1993) entnommen.

Zum Vergleich wurden sowohl für die morphologischen als auch für die molekularen Analysen Vertreter der basalen Caenogastropoden herangezogen. Dabei wurden besonders solche Taxa berücksichtigt, die als mögliche Überfamilien der Provannidae diskutiert werden. Arten der Vergleichstaxa wurden selber gesammelt oder von Kollegen zur Verfügung gestellt. Waren die Exemplare für die molekulare Analyse vorgesehen, wurden sie bei -20°C eingefroren und wenn nötig für den Transport in 70%iges Ethanol, dem z.T. 5 mM EDTA zugefügt war, überführt. Eine Tabelle mit den Daten zu Herkunft und Fixierung der zur Sequenzierung verwendeten Arten befindet sich im Anhang I-1.

Für den morphologischen Vergleich wurden für die Raduladaten die im Anhang I-3 aufgeführten Arten herangezogen, für die Gesamtmorphologie hauptsächlich Literaturdaten, wobei besonders die umfassenden Werke von REID (1989) (Littorinoidea), HOUBRICK (1979, 1981, 1988) (*Abyssochrysos*, Campanilidae, Cerithioidea), PONDER (1984) (Rissoidae) und BANDEL (1984) (Radulae der Mesogastropoden) zu erwähnen sind.

Bei der molekularen Analyse wurden die Sequenzdaten durch Verwendung von Vergleichssequenzen, die den EMBL, GenBank und DDBJ Datenbanken über den Internetzugang des NCBI (National Center for Biotechnology Information) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Entrez/>) entnommen wurden, vervollständigt. Die GenBank-Zugangsnummern der Vergleichssequenzen befinden sich im Anhang I-2.

2.1. Anmerkungen zur verwendeten Nomenklatur

Desbruyeresia marianaensis wurde von OKUTANI (1990) zunächst in der Gattung *Provanna* beschrieben. Die Radulamerkmale und die Schalenform der Art weisen jedoch auf eine Zugehörigkeit zu *Desbruyeresia* hin, wie auch schon WARÉN & BOUCHET (1993) anmerken, die eine große Ähnlichkeit zu *D. melanioides* feststellten. Da nicht untersucht werden konnte, ob es sich hier um ein Synonym handelt, wird dieses Taxon in der vorliegenden Arbeit als *D. marianaensis* behandelt.

Ebenfalls anzumerken ist, dass *Provanna muricata* von den Autoren in der Zusammenfassung der Erstbeschreibung als *P. echinata* erwähnt wird (WARÉN & BOUCHET 1986). Damit sind nach den internationalen zoologischen Nomenklaturregeln (ICZN 2000, O. KRAUS persönliche Mitteilung) beide Namen gleichrangig. Da WARÉN & BOUCHET in späteren Artikeln (z.B. 1991, 1993, 2001) ausschließlich *P. muricata* verwenden, wird dies zumindest als richtungsweisend angesehen. Als erste revidierende Autorin folge ich diesem Gebrauch und gebe dem Namen *P. muricata* hiermit relative Priorität vor *P. echinata* (vgl. Artikel 24.2.2, ICZN (2000)).

Ein ähnlicher Fall tritt bei *Desbruyeresia antiqua* auf. Dort finden sich im Artikel der Erstbeschreibung die beiden Schreibweisen *D. antiqua* und *D. antigua*. Da die Autoren den Namen *D. antiqua* bevorzugen (S. KIEL, persönliche Mitteilung) wird hiermit diesem Namen vor *D. antigua* die relative Priorität verliehen.

Tabelle 1. Geliehene *Provanna*-Exemplare aus dem United States National Museum (USNM). Daten nach Angaben auf den Originaletiketten der untersuchten Exemplare. EPR: East Pacific Rise; JdFR: Juan de Fuca Ridge; LACM: Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Art	Katalognr. des USNM	Fundort	Koordinaten	Tiefe	Funddatum	Kommentare auf dem Originaletikett
<i>Provanna lomana</i> (Dall, 1918)	Holotype 209112	off Pt. loma, San Diego, California, U.S. Bureau of Fisheries station 4354		642-650 fms, (= 1183m)		
<i>Provanna spec.</i>	858236	JdFR, Endeavour Segment, Alvin sta. 1418	47° 57.00 N - 129°04.00 W	2212m	24.7.1984	with brown tubes, hydrothermal vents, Acc. 360675
<i>Provanna variabilis</i> Warén & Bouchet, 1986	858227	JdFR, Axial Seamount, Mid-Ridge, Alvin sta. 1412	45° 57.00 N - 130°01.00 W	1546m	17.7.1984	hydrothermal vents, Acc. 360675
<i>Provanna maclean</i> Warén & Bouchet, 1989	Paratype, USNM 859255 (= LACM 70-129.3)	off Oregon, Cascadia Range, off Cape Foulweather, Sta. BMT 154	44° 52.4 N - 126°40.8 W	2713m	16.1.1970	Acc. 375338
<i>Cerithioderma pacifica</i> (Dall, 1908)	Paralectotype, USNM 887576	Panama, Gulf of Panama, North Pacific Ocean	07° 05.30 N - 79°40.00 W	1270 fms	10.3.1891	Coll. A. Agassiz, 3392
<i>Provanna laevis</i> Warén & Ponder, 1991	Paratypes (4), USNM 860517 (=MCZ 860517)	Guaymas Basin, Mexico, Grassle, F.1 Sta. 1614	27° 00.46 N - 111°24.24 W	2004m	6.8.1985	Hydroth. Vents, Acc. 389 382
<i>Provanna admetoides</i> Warén & Ponder, 1991	Paratypes (2), USNM 860519 (=MNHN 860519)	West of St. Petersburg, Gulf of Mexico, Florida, United States, LGL Cruise Sta. 4-MMS-E2D	28° 08.00 N - 85°52.00 W	624-631m	16.5.1985	hydrothermal vents, Acc. 389382
<i>Provanna ios</i> Bouchet & Warén, 1986	USNM 859254	EPR, Oasis Rift Sta. 1223-17	20° 50.00 N - 109°06.00W	2616m	7.5.1982	Acc. 375338
<i>Provanna segonzaci</i> Warén & Ponder, 1991	Paratypes (2), USNM 860518 (von MNHN 960518)	Fiji Back-Arc, Ride de Valufa, BIOLAU, BL 08, Fiji	22° 32.00 S - 176°43.00 W	1900m		hydrothermal vents, Acc. 389382
<i>Provanna sculpta</i> Warén & Ponder, 1991	Paratypes (2), USNM 860516 (von MNHN 860516)	'Bush Hill' hydrocarbon seep, Louisiana, United States, Sta. 1879, Sealink I	27° 46.56 N - 90°30.20 W	576m	28.8.1986	hydrothermal vents, Acc. 389382
<i>Provanna goniata</i> Warén & Bouchet, 1986	Holotype, USNM 842101	Guaymas Basin, Gulf of California, Alvin sta. Dive 1176	27° 00.42 N - 111°24.30 W	2020m		On a rock, at 'seeps' in the Basin, Acc.360675
<i>Provanna muricata</i> Warén & Bouchet, 1986	858206	Galapagos Islands, Galapagos Rift, Alvin DSRV sta. 983	00° 48.15 N - 86°13.30 W	2490m	30.11.1979	hydrothermal vents, mussel bucket washings retained on 297 mm sieve, Acc. 389018

Tabelle 2. Herkunft und Art der Fixierung von Vertretern der Provannidae mit Weichkörper. JdFR: Juan de Fuca Ridge, FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago.

Art	Anzahl	Fundort	Koordinaten	Datum	Fahrt, Stations- und Sammlungsnummern	Tiefe	Fixierung	zur Verfügung gestellt von
<i>P. spec.</i>	22 bestimmt als: <i>P. laevis</i> (10); <i>P. lomana</i> (10); <i>P. pacifica</i> (2)	Cascadia subduction zone	44°34.45' N; 125°08.95' W	24. Jul. 99	Sonne 143, MUC 55, diverse Substationen und Kerne, Glas 3	800m	-20°C, zum Transport in 70% EtOH überführt	H. Sahling, Geomar, Kiel
<i>P. spec.</i>	6 bestimmt als: <i>P. laevis</i> (5); <i>P. lomana</i> (1)	Cascadia subduction zone	44°34.45' N; 125°08.95' W	19. Aug. 99	Sonne 143, Multi Corer MUC 187-3 Kern B, Glas 2	800m	-20°C, zum Transport in 70% EtOH überführt	H. Sahling, Geomar, Kiel
<i>P. variabilis</i>	3	Explorer Ridge	49°45.6'N - 130°15.8'W	19. Aug. 84	Coll. No. P 1505-317	ca. 1800m	Formol, in 70% EtOH überführt	V. Tunnicliffe, Univ. of Victoria
<i>P. variabilis</i>	7	Endeavour Segment	47°57'N - 129°05'W	07. Sep. 84	Coll. No. A 1451-311	2200m	Formol, in 70% EtOH überführt	V. Tunnicliffe, Univ. of Victoria
<i>P. variabilis</i>	ca. 30	Axial Seamount	45° 59.5'N - 130°03.5'W	03. Aug. 86	Coll. No. P 1733-314		Formol, in 70% EtOH überführt	V. Tunnicliffe, Univ. of Victoria
<i>P. variabilis</i>	13	Explorer Ridge	49°46'N - 130°18'W	04. Sep. 84	Coll. No. P 1494-302	1800m	Formol, in 70% EtOH überführt	V. Tunnicliffe, Univ. of Victoria
<i>P. variabilis</i>	1	Endeavour Segment	Gwenen, mothra vent field	11 Jul. 98			Formol, in 70% EtOH überführt	L. Anderson, Univ. of London
<i>P. spec.</i>	5 bestimmt als: <i>P. macleani</i> (2) <i>P. pacifica</i> (3)	Oregon Margin	44°45'47"N - 125°36'00"W	21. Apr. 97	WECOMA Cruise W970A, FMNH 278287	2750m	95% EtOH	J. Voight, Field Museum, Chicago
<i>P. variabilis</i>	3	JdFR, Middle Valley	48°27.34'N - 128°42.57'W	06. Okt. 97	Alvin Dive 3146, FMNH 280951	2410m	95% EtOH	J. Voight, Field Museum, Chicago
<i>P. variabilis</i>	10	Endeavour Segment, Main vent field	47°56.89'N - 129°05.91'W	13. Aug. 96	ROPOS HYS-346, FMNH 279669	ca. 2200m	95% EtOH	J. Voight, Field Museum, Chicago
<i>P. variabilis</i>	2	Axial Seamount, Ashes vent field	45°56.00'N - 130°00.86'W	11. Jul. 97	ROPOS R406, FMNH 280902	1543m	95% EtOH	J. Voight, Field Museum, Chicago
<i>P. variabilis</i>	ca. 30	Endeavour Segment, Beach vent field	47°56.70'N - 129°05.98'W	05. Jul. 98	Dive 3254, FMNH 282762	2208m	95% EtOH	J. Voight, Field Museum, Chicago
<i>P. spec.</i>	1 bestimmt als: <i>P. aff. lomana</i>	Okhotsk Sea, Derjugin Basin	53°59.8'N - 146°17.8'E	1999	LV 28 37 SL	1447m	getrocknet	S. Galkin, Shirshov Inst. , Moskau
<i>Alviniconcha hessleri</i>	ca. 20	Manus Basin, Wienerwald	3°9.86.1'S - 150°16.77'E	Mai 90	OLGA II, 17 GTVA	ca. 2500m	Formol, in 70% EtOH überführt	W. Tufar, Univ. Marburg
<i>Ifremeria nautiliei</i>	ca. 20	Manus Basin, Wienerwald	3°9.86.1'S - 150°16.77'E	Mai 90	OLGA II, 17 GTVA	ca. 2500m	Formol, in 70% EtOH überführt	W. Tufar, Univ. Marburg
<i>Ifremeria nautiliei</i>	5	Fiji Basin	16°59.46'S - 173°54.841'E	21. Aug. 98	Hyflux II, So-134, Station 35 ,GTV	ca. 2000m	-20°C	Ch. Borowski, Univ. Hamburg

3. MOLEKULARE ANALYSE

3.1. DNA-Isolation, Amplifikation, Klonierung und Sequenzierung

Für die molekulare Analyse wurde ein Fragment der 18S-rDNA ausgewählt, da dies als geeignet für die Untersuchung weit zurückliegender Aufspaltungsereignisse gilt (HILLIS & DIXON 1991) und außerdem eine Reihe von Vergleichsdaten anderer Gastropoden in der Literatur vorliegen (z.B. HARASEWYCH et al. 1998, HARASEWYCH & MCARTHUR 2000, WINNEPENNINCKX et al. 1998a, WOLLSCHIED & WÄGELE 1999, YOON & KIM 2000).

Die im Folgenden aufgeführten mikro- und molekularbiologischen Grundtechniken, wie z.B. die Vermehrung von Bakterien, wurden wie in den Laborhandbüchern von SAMBROOK et al. 1989 beschrieben, durchgeführt. Die Bedingungen der Enzymreaktionen entsprachen den Angaben der Hersteller.

3.1.1. DNA-Isolation

Da ein Großteil des zur Verfügung stehenden Materials Formol fixiert war (s. Anhang I-1), musste zunächst eine geeignete Methode zur Isolierung der genomischen DNA gefunden werden. Von den getesteten Methoden erwies sich die Vorbehandlung der Proben nach SHEDLOCK et al. (1997) und die anschließende Isolierung der DNA mit dem "QIAamp DNA Mini Kit" der Firma QIAGEN (Hilden) nach dem leicht modifizierten Standardprotokoll ("Tissue protocol") als am Besten. Danach wird das Gewebe zunächst getrocknet, grob zerkleinert und dann 72 h bei Raumtemperatur in GTE inkubiert (1 ml/100 mg Gewebe; 100 mM Glycin, 10mM Tris-HCl, pH = 8,0, 1 mM EDTA). Bei der anschließenden Lyse nach dem Standardprotokoll wurde 10 µl 1M Dithiothreitol hinzugefügt und die Lysezeit auf zwei Tage verlängert. Bei Bedarf wurde am zweiten Tag nochmals Proteinase K (10 - 20 µl einer 20 mg/ml Stammlösung) hinzugefügt.

Die Qualität der isolierten DNA variierte stark. In vielen Fällen war aufgrund der starken Fragmentierung der DNA eine anschließende Amplifikation mittels Polymerase-Ketten-Reaktion (PCR) nicht möglich. Besonders die Isolierung von amplifizierbarer DNA aus Vertretern der Gattung *Provanna* erwies sich aus nicht geklärten Ursachen selbst bei Verwendung von ursprünglich gefrorenem Material, das anschließend in Ethanol aufbewahrt wurde, als schwierig.

Eine Auflistung der Isolations- und Amplifikationsversuche ist in Anhang I-1 zu finden.

Die DNA wurde bei -20°C oder zur kurzfristigen Verwendung bei 4°C gelagert.

3.1.2. Amplifikation

Mittels PCR wurde zunächst ein ca. 410 bp langes Stück (im folgenden Fragment A), das am 5'-Ende des 18S-Gens lokalisiert ist, amplifiziert und danach das stromabwärts gelegene ca. 770 bp lange Stück (im folgenden Fragment B). Diese Aufteilung wurde auf Grund der Fragmentierung von Teilen der DNA-Proben vorgenommen. Wurde die DNA aus frischem Material isoliert, wurde direkt ein durchgehendes Fragment AB amplifiziert.

Die verwendeten Primersequenzen (nach WINNEPENNICKX et al. 1994) waren für Fragment A:

Primer 1: 5'-CTGGTTGATTCTGCCAGT

Primer 2: 5'-CCGGAGAGGGAGCATGAGA

für Fragment B:

Primer 3: 5'-CGGAGACGGAGCCTGATAAACGG

Primer 4: 5'-CCGTCAATTCCTTTAAGTTTCAG

und für Fragment AB:

Primer 1 und Primer 4

Für die PCR wurde Taq-Polymerase verschiedener Hersteller mit den mitgelieferten Reaktionspuffern verwendet und nach dem folgenden Schema durchgeführt:

2 µl 10x Puffer
 1,2 µl MgCl₂ (25 mM)
 2 µl dNTP (2 mM)
 0,5 µl Primer 1 bzw. 3 (50 pmol)
 0,5 µl Primer 2 bzw. 4 (50 pmol)
 0,5 µl Taq-Polymerase (1-2 Units)
 10 µl DNA (unterschiedliche Konzentrationen).
 ad 20 µl H₂O

Temperaturprofil:

Zu Beginn:	94°C	3 Min.
Dann 35 Zyklen:	94°C	1 Min.
	50°C	1 Min.
	72°C	1 Min.
zum Abschluss:	72°C	5 Min.
	4°C	4

Die Reaktion wurde in einem PERSONAL CYCLER (BIOMETRA, Göttingen) oder einem PTC-100-Thermocycler (MJ RESEARCH INC., Watertown, Massachusetts) durchgeführt.

Das PCR-Produkt wurde mittels Gelelektrophorese auf einem 0,8%igen Agarosegel gelelektrophoretisch getrennt (1x Tris-Borat-EDTA-Puffer) und mit Ethidiumbromid sichtbar gemacht. Das Produkt wurde dann ausgeschnitten, mit dem Extraktionskit "QIAEX II, Gel Extraction Kit" der Firma QIAGEN (Hilden) gereinigt und bei -20°C bzw. zur direkten Weiterverarbeitung bei 4°C gelagert. Die Konzentration der DNA wurde auf dem Gel durch Vergleich mit einem Standard bekannter Konzentration abgeschätzt.

Anschließend wurden die PCR-Produkte wie im Folgenden beschrieben, kloniert.

3.1.3. Klonierung und Sequenzierung

Die Amplifikationsprodukte des Fragments A von *Alviniconcha hessleri* (Exemplar AG), *Bittium reticulatum* (Exemplar Bit 2), *Crepidula fornicata* (Exemplar Fuß), *Littorina littorea* (Exemplar MDD) und *Cerithium vulgatum* wurden in den Phagemid pBlueskript II SK (+) kloniert. Dazu wurden in der PCR bereits Primer verwendet, die am 5'-Ende um Erkennungsstellen für die Restriktionsenzyme EcoRI (Primer 1) und Asp718 (Primer 2) erweitert waren, um klebrige Enden für die Ligation des PCR-Produktes in den Vektor herzustellen (Primer1eco: AGCGAATTC-Primer1 (s.o.), Primer2Asp: ATAGGTACC-Primer2 (s.o.)). Nach restriktionsendonukleolytischer Spaltung des Vektors und des PCR-Produkts mit den genannten Enzymen wurde über Nacht bei 15°C mit T4-Ligase ligiert. Die Transformation erfolgte in kompetente DH5 α - Zellen, die auf LB-Ampicillin-X-Gal Platten ausplattiert und über Nacht bei 37°C inkubiert wurden (LB Agar nach Herstellerangaben (SIGMA, Steinheim), 100 μ g Ampicillin/ml Agar, 80 μ g X-Gal/ml Agar). Bis zu 10 weiße oder schwach hellblaue Kolonien wurden ausgewählt und über Nacht bei 37°C in 3ml Flüssigkulturen (LB-Medium mit 3 μ l Ampicillin (100 μ g/ml)) gebracht.

Folgend wurde eine Plasmidpräparation nach der "STET - Methode" (HILLIS et al. 1996, S. 358) durchgeführt und das gereinigte Plasmid wurde mit PvuII restriktionsendonukleolytisch gespalten, um den Erfolg der Klonierung über die Größe der Fragmente auf einem Agarosegel zu überprüfen. Bei positivem Test wurde eine 50 ml Flüssigkultur (LB-Medium mit 50 μ l Ampicillin (100 μ g/ml)) angeimpft, über Nacht inkubiert und das Plasmid über Säulen aufgereinigt (JETSTAR, Tip-100-Säulen der Firma GENOMED, Bad Oeynhausen).

Zur Klonierung aller anderen PCR-Produkte wurde das PCR-Klonierungskit "Topo TA Cloning" der Firma INVITROGEN (Groningen, Niederlande) nach Herstellerangaben verwendet. Als Vector diente der T-Vektor "pCR II TOPO" desselben Herstellers. Das Ausplattieren der Zellen erfolgte ebenfalls auf LB-Amp-X-Gal -Platten, zur Plasmidpräparation wurde das "QIAprep Spin Miniprep Kit" (QIAGEN, Hilden) benutzt.

Zur Sequenzbestimmung wurden die klonierten PCR-Produkte als Auftragssequenzierung in die Abteilung von Prof. MAIER, Fachbereich Biologie, Philipps-Universität Marburg, gegeben, wo sie auf einem Sequenzierautomaten (LI-COR 4200, MWG, Ebersberg) unter Zuhilfenahme des Sequenzierkits "Thermo sequenase fluorescent labelled primer cycle sequencing kit with 7-deaza-dGTP" (AMERSHAM PHARMACIA, Freiburg) und den Primern M13 universal und M13 reverse (IRD700/IRD800) sequenziert wurden. Eine Ausnahme stellen die Sequenzen von *Bittium reticulatum* (Exemplar Bit2), *Alviniconcha hessleri* (Exemplar AG) und *Ifremeria nautili* (Exemplar OL4/Gonade) dar, die von der Firma MWG-BIOTECH (Ebersberg) bestimmt wurden.

3.2. Auswertung der Sequenzdaten

Die erhaltenen Sequenzen wurden mit Hilfe des Programms BIOEDIT v. 5.0.9. (HALL 1999) analysiert.

Lagen Fragment A und B derselben Art vor, konnten diese zu einem 1,2 kb langen Fragment zusammengefügt werden, da die Fragmente überlappend waren.

Zur Überprüfung der Sequenzidentität wurde mit dem Suchalgorithmus BLAST (ALTSCHUL et al. 1990, 1997) ein Sequenzvergleich mit öffentlich zugängigen Datenbanken via Internet durchgeführt (<http://www.ncbi.nlm.gov/BLAST/>).

Von *I. nautili* und *A. hessleri* wurden die Sequenzen der Exemplare ausgewählt, die nicht auffällig viele Unterschiede zu Exemplaren der gleichen Art und den Vergleichsarten aufwiesen. Da nicht ausgeschlossen werden kann, dass diese Unterschiede auf Fehler bei der Amplifizierung, der Sequenzierung oder durch die Fixierung und Lagerung zurückzuführen sind, wurden sie von der Analyse ausgeschlossen. Ebenfalls aus diesem Grund wurde im Fall von *A. hessleri* eine Ausnahme gemacht, indem die Fragmente A und B von unterschiedlichen Exemplaren (vom gleichen Fundort) zusammengefügt wurden (A: A1, B: A10). Dies wird bei der Interpretation berücksichtigt.

3.2.1. Alinierung

Die Alinierung der im Rahmen der Arbeit bestimmten Sequenzen zusammen mit den Vergleichssequenzen aus der GenBank wurde mit dem Programm Clustal X (THOMPSON et al. 1997) unter Verwendung der Standardeinstellungen vorgenommen. Es wurde eine Alinierung mit insgesamt 30 Taxa für Fragment A durchgeführt, die 442 bp lang ist (s. Anhang II-1). Die Sequenzen der einzelnen Arten variieren in ihrer Länge zwischen 345 bp und 417 bp, wobei bei den kürzesten die ersten 56 bp am 5'-Ende nicht bekannt sind. Da dies ein sehr konservierter Bereich ist, liegt die eigentliche Variabilität zwischen 391 bp und 417 bp. Eine weitere Alinierung wurde für die 14 Taxa, von denen das ca. 1,2 kb lange Fragment AB zur Verfügung

stand, gerechnet, das eine Gesamtlänge von 1204 bp besitzt (s. Anhang II-2). Die einzelnen Sequenzen haben eine Länge zwischen 1146 bp und 1183 bp, wobei hier bei den kürzesten die ersten 18 bp am 5'-Ende nicht bekannt sind und so die eigentliche Variabilität zwischen 1164 bp und 1183 bp liegt. Eine gemeinsame Alinierung beider Fragmente hätte durch die dadurch entstehende große Zahl an gaps eine zu große Fehlerquelle in den nachfolgenden phylogenetischen Analysen bedeutet.

Aus beiden Alinierungen wurde zusätzlich ein Datensatz hergestellt, in dem die hochvariablen Bereiche der Alinierung entfernt wurden, da in diesen Bereichen eine eindeutige Homologisierung der Sequenzen nicht möglich ist. Zusätzlich wurden die Primersequenzen von der nachfolgenden Analyse ausgeschlossen (s. Tabelle 3). Im folgenden werden die Alinierungen entsprechend als Fragment A+ (mit-) bzw. A- (ohne hochvariable Positionen und Primersequenzen) und als Fragment AB+ bzw. AB- bezeichnet. Da für A die ersten 56 bp nur für 2/3 der Taxa bekannt sind, wurden diese z.T. ebenfalls entfernt (A-56).

Tabelle 3. Position der Primer und der aus Fragment A- und AB- entfernten, hochvariablen Bereiche, bezogen auf die ursprünglichen Alinierungen (s. Anhang II).

	Primer 5'-Ende	Primer 3'-Ende	aus der Alinierung entfernte Positionen
Fragment A	1 - 18	426 - 442	187 - 206 240 - 274
Fragment AB	1 - 18	1182 - 1204	186 - 203 236 - 261 711 - 717

3.2.2. Phylogenetische Analyse

Für die phylogenetischen Analysen wurden die Alinierungen mit Hilfe des Programms BIOEDIT in das NEXUS-Format konvertiert und mit verschiedenen Analysemethoden, die im Programmpaket PAUP* 4.0b8 für Macintosh (SWOFFORD 2001) implementiert sind, analysiert.

Neben den Provannidae wurden hauptsächlich Vergleichsarten der Caenogastropodentaxa herangezogen, die als mögliche Verwandte der Provannidae diskutiert werden (s. Einleitung). Neben den im Rahmen der Arbeit bestimmten Sequenzen konnten für Fragment A 19 Sequenzen aus der GenBank hinzugezogen werden, für Fragment AB lagen Sequenzen des entsprechenden Abschnitts von sechs Arten vor. Als Außengruppe wurden bei allen Analysen die Taxa *Monodonta*, *Septaria* und *Nerita* (Fragment A) oder *Monodonta* und *Nerita* (Fragment AB) eingesetzt.

Eine Übersicht über die in den Analysen verwendeten Arten, die Herkunft der Sequenzen und ihre systematische Position befindet sich in Tabelle 4.

Tabelle 4. In den molekularen Analysen verwendete Arten und ihre systematische Position. Fettgedruckt: im Rahmen der Arbeit bestimmte Sequenzen, "*": Arten, von denen Fragment AB vorlag. Für GenBank-Zugangsnummern s. Anhang I-2.

Übergeordnete Kategorien		Überfamilie	Art
“Archaeogastropoda”	Rhipidoglossa	Trochoidea	<i>Monodonta labio</i> *
	Neritimorpha	Neritioidea	<i>Nerita albicilla</i> *
			<i>Septaria porcelllana</i>
Caenogastropoda	Architaenioglossa	Cyclophoroidea	<i>Marisa cornuarietris</i>
		Ampullarioidea	<i>Viviparus viviparus</i> *
			<i>Cipangopaludina japonica</i>
Sorbeoconcha	“Neotaenioglossa”	Cerithioidea	<i>Bittium reticulatum</i>
			<i>Turritella communis</i> *
			<i>Cerithium vulgatum</i>
			<i>Modulus modulus</i>
		Cerithioidea ?	<i>Campanile symbolicum</i>
Hypsogastropoda		Truncatelloidea	<i>Moria kikuchii</i>
			<i>Hydrobia acuta</i>
			<i>Bythinella cf austriaca</i>
		Littorinoidea	<i>Littorina obtusata</i> *
			<i>Nodilittorina punctata</i> *
			<i>Littorina littorea</i> *
			<i>Melaraphe neritoides</i> *
			<i>Tectarius muricatus</i>
		Calyptraeidea	<i>Crepidula fornicata</i> *
			<i>Crepidula adunca</i> *
	Stromboidea	<i>Aporrhais pespelecani</i> *	
	Tonnoidea	<i>Bursa rana</i> *	
	Cypraeoidea	<i>Cypraea tigris</i>	
	Neogastropoda	Muricoidea	<i>Turbinella angulata</i>
			<i>Murex troscheli</i>
			<i>Buccinum oedematum</i>
			<i>Ifremeria nautilei</i> *
		Systematische Position nicht geklärt	<i>Alviniconcha hessleri</i> *
			<i>Provanna variabilis</i>

Im Folgenden werden die verschiedenen, hier durchgeführten Analysemethoden erläutert.

3.2.2.1. Maximum Parsimony (MP)

MP ist eine merkmalsorientierte Methode mit Optimalitätskriterium, die auf der Annahme basiert, dass derjenige Baum am wahrscheinlichsten ist, der die geringste Anzahl an Merkmalstransformationen benötigt, um einen Datensatz zu erklären (Parsimonie- oder Sparsamkeitsprinzip). Die Zahl der Merkmalstransformationen wird für den ganzen Baum addiert und als Baumlänge angegeben, die somit das Optimalitätskriterium darstellt (der Baum mit der geringsten Länge ist der favorisierte).

Die Alinierungen Fragment A+, A-, AB+ und AB- wurden mit MP analysiert. Alle Merkmale wurden gleich gewichtet und als ungeordnet ("unordered") behandelt. Gaps wurden als fehlende Merkmale behandelt (gaps = missing), "Character state optimization" war "ACCTRAN". Da mit größerer Anzahl der Taxa (mehr als zehn bis zwölf terminale Taxa (RIEPEL 1999)) eine Suche mit dem "exhaustive" oder dem "branch and bound" Algorithmus nicht möglich bzw. inpraktikabel ist, wurden die Bäume mit dem Suchalgorithmus "heuristic search" mit der Einstellung "addition sequence: random" mit 100 Wiederholungen errechnet. Bei nicht angegebenen Einstellungen wurden die Standardeinstellungen verwendet. Wenn mehrere gleich sparsame Bäume aus der Suche resultierten, wurde aus ihnen ein Konsensus-Baum errechnet, der nur solche Verzweigungen zeigt, die in allen bzw. 50% (strikt- bzw. 50% Mehrheitsregel Konsensus Baum) der Bäume zu finden sind.

3.2.2.2. MP mit "topological constraint" und "significantly less parsimonious" Test (SLP-Test)

Da die Littorinidae sich in den meisten durchgeführten Analysen nicht als monophyletisch erwiesen, dies aber aus morphologischen Gründen nahe liegt (REID, 1989), wurde für Fragment A eine weitere Analyse durchgeführt, in der die Monophylie dieses Taxons der Baumsuche aufgezwungen wurde. Dazu wurde mit Hilfe des Programmes MacClade v. 3.08 (MADDISON & MADDISON 1999) ein sogenannter "constraint tree" konstruiert, in dem die Littorinidae ein intern nicht aufgelöstes Monophylum und die übrigen Taxa einen Busch (Polytomie) bilden. Dieser Baum wurde dann in PAUP* als "topological constraint" geladen. Zum Vergleich der resultierenden Bäume mit dem Ursprünglichen wurde ein SLP-Test (TEMPLETON 1983) durchgeführt, der ermittelt, ob einer der mit dem "topological constraint" errechneten Bäume signifikant besser zum Datensatz passt als der Ursprüngliche. Es kann also geprüft werden, ob eine durch den constraint eventuell längere und damit weniger sparsame Topologie schlechter ist als die kürzeste. Der Test wurde mit dem in PAUP* implementierten SLP-Test durchgeführt ("nonparametric test" im Menüpunkt "trees/tree scores/parsimony", Signifikanzgrenze $p < 0,05$).

Dazu wurde ein zufällig ausgewählter kürzester Baum der Analyse ohne "constraint" mit jeweils allen kürzesten Bäumen der Suche mit "constraint" verglichen.

Ebenso wurde mit einem Monophylum Provannidae (*A. hessleri*, *I. nautili*, *Provanna*) verfahren, und es wurden noch Baumsuchen durchgeführt, denen gleichzeitig ein Monophylum Littorinidae und Provannidae aufgezwungen wurde.

3.2.2.3. Maximum Likelihood (ML)

ML zählt wie MP auch zu den auf Merkmalen basierenden Methoden mit Optimalitätskriterium. Im Gegensatz zu MP werden hier Evolutionsmodelle verwendet und es werden Wahrscheinlichkeiten berechnet, mit der Daten (Sequenzen) bei gegebenem Modell beobachtet werden können. Die Modelle unterscheiden sich unter anderem in der Gewichtung der unterschiedlichen Substitutionstypen und der Basenfrequenz. Zusätzlich kann der Anteil der invariablen Positionen und der sogenannte Gamma-Verteilungs-Parameter α eingestellt werden. Mit der Gamma-Verteilung wird versucht, die unterschiedlichen Substitutionshäufigkeiten an verschiedenen Alignmentpositionen zu berücksichtigen. Ein kleiner α -Wert impliziert eine hohe Variabilität der Substitutionsrate, bei hohen Werten sind die Raten einheitlicher. Gekennzeichnet wird die Berücksichtigung dieser Parameter mit dem Anhang +I für den Anteil invariabler Positionen und +G bzw. + Γ für die Gamma-Verteilung jeweils hinter der Bezeichnung des Evolutionsmodells.

3.2.2.4. Likelihood-Ratio-Test (LRT-Test)

Um ein geeignetes Evolutionsmodell zu finden wurde ein Likelihood-Ratio-Test (LRT) durchgeführt (GOLDMAN 1993, HUELSENBECK & RANNALA 1997). Meist ist das komplexeste Modell dasjenige, was am besten zum Datensatz passt. Da dabei ein Teil der Parameter aus dem Datensatz ermittelt wird, können Fehler stärker ins Gewicht fallen, als bei weniger komplexen Modellen, die dies nicht tun (aber auch weniger exakt sind). Der LRT-Test setzt voraus, dass die Modelle jeweils ineinander überführbar sind, d.h. dass ein Modell ein Spezialfall des vorigen darstellt. Es wird dann getestet, ob die Berücksichtigung eines zusätzlichen Parameters eine signifikant bessere Anpassung der Daten darstellt.

Der Test wurde mit dem Computerprogramm MODELTEST 3.06 (POSADA & CRANDALL 1998) durchgeführt. Die Evaluation der Likelihoodwerte der einzelnen Modelle (MODELTEST testet 56 verschiedene Modelle) wurde mit der im Programm enthaltenen Befehlsdatei "modelblock" in PAUP* ausgeführt. Die Parameter des resultierenden geeigneten Modells wurden dann für die nachfolgende ML-Analyse verwendet.

Um Fehlerquellen auszuschließen, wurden nur die Alinierungen A-56 und AB- analysiert, da sie weniger gaps enthalten, die die Folge von Insertions- bzw. Deletionsereignissen darstellen. Alle

zur Verfügung stehenden Evolutionsmodelle berücksichtigen aber nur Nukleotidsubstitutionen. Bei der Verwendung von Alinierungen, die viele gaps aufweisen, arbeitet das ML-Verfahren dann unzuverlässig.

3.2.2.5. Neighbour Joining (NJ)

Das NJ-Verfahren verwendet im Gegensatz zu den beiden vorigen Methoden keine distinkten Merkmale, sondern Distanzen, die aus dem paarweisen Vergleich der einzelnen Sequenzen resultieren und dann einem Clusterverfahren unterzogen werden. Dabei wird eine aufgrund von Evolutionsmodellen korrigierte Distanzmatrix als Rechengrundlage genutzt.

Das NJ-Verfahren wurde auf die Alinierungen A- und AB- angewandt. Es wurden ebenfalls die mit MODELTEST ermittelten Modelle verwendet.

3.2.3. Baumstatistik

Zur Bewertung und Überprüfung der Robustheit der Bäume wurden verschiedene Verfahren durchgeführt.

Für die MP-Analyse sind jeweils verschiedene Indices ("consistency index" = CI, "retention index" = RI, "rescaled consistency index" = RC) angegeben, die den Grad der Homoplasie im Datensatz angeben.

Des weiteren wurde für alle Analysen die Astunterstützung mit einer Bootstrap-Analyse bewertet. In diesem Verfahren werden aus dem Originaldatensatz sogenannte "pseudoreplicates" oder Unterdatensätze generiert, die aus einer zufälligen Auswahl von Spalten der Alinierung bestehen. Ein "pseudoreplicate" hat den gleichen Umfang wie der Originaldatensatz, die Spalten haben jedoch eine andere Reihenfolge und es können sowohl Spalten fehlen, als auch mehrfach vorhanden sein. Die "pseudoreplicates" werden jeweils einer Baumsuche unterzogen. Die resultierenden Werte zeigen an, in wieviel Prozent der in den Wiederholungen ermittelten Bäume die jeweilige Verzweigung gefunden wurde. Die höchstmögliche Unterstützung liegt bei 100%, Werte unter 50% gelten als schwach und werden nicht angegeben. Die Bootstrap-Analyse wurde mit dem "heuristic search" Algorithmus, "addition sequence": "as is", mit jeweils 1000 bzw. 100 Wiederholungen durchgeführt. Bei der ML Bootstrap-Analyse von A-56 musste zusätzlich die Anzahl der "rearrangements" pro Wiederholung auf 10000 begrenzt werden (und benötigte dann 113 Stunden).

4. ERGEBNISSE DER MOLEKULAREN ANALYSE

Von elf Arten, darunter *A. hessleri*, *I. nautili* und *P. variabilis*, konnten die Sequenzen des Fragments A ermittelt werden. Für Fragment AB konnten die Sequenzen von acht Arten, darunter *A. hessleri* und *I. nautili* bestimmt werden. Die Sequenzen der übrigen Arten entstammen der GenBank. Eine Übersicht über die systematische Position der analysierten Taxa befindet sich in Tabelle 4, S. 18.

4.1. Ergebnisse für Fragment A

4.1.1. MP-Analyse

Die MP-Analyse des Fragmentes A+ hat 36 gleich sparsame Bäume mit einer Länge von jeweils 293 Schritten ergeben. Von den 442 Merkmalen sind 311 konstant, 41 variable Positionen sind nicht parsimonie-informativ und 90 sind parsimonie-informativ. Die Indices sind wie folgt: CI = 0,6246, RI = 0,6812 und RC = 0,4254. Der strikte Konsensus-Baum aus allen 36 Bäumen ist in Abb. 2 dargestellt. Die Bootstrap-Werte ($\geq 50\%$) sind jeweils oberhalb der Äste eingetragen.

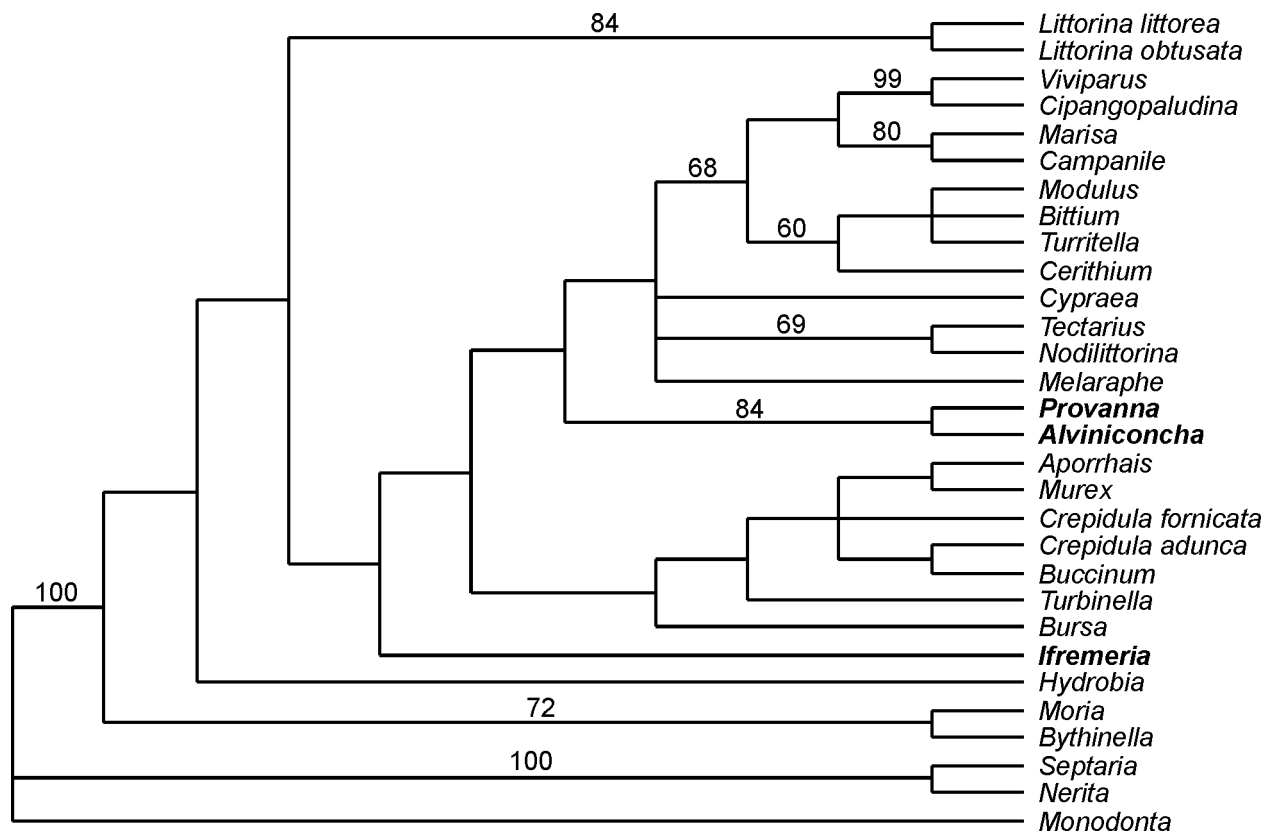


Abb. 2: MP-Analyse des Fragments A+, Strikter Konsensus Baum basierend auf 36 sparsamsten Bäumen. Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

Die Analysen des Fragments A- und A-56 unterscheiden sich nicht, da es sich bei den ersten 56 bp um nicht parsimonie-informative Merkmale handelt (entweder konserviert oder fehlend). Der strikte Konsensus-Baum der Analyse des Fragments A-56 ist in Abb. 3 dargestellt. Ihm liegen acht sparsamste Bäume mit der Länge 157, CI = 0,6943, RI = 0,7513 und RC = 0,5216 zugrunde. Von den 314 Merkmalen sind 227 konstant, 29 variable sind nicht parsimonie-informativ und 58 sind parsimonie-informativ.

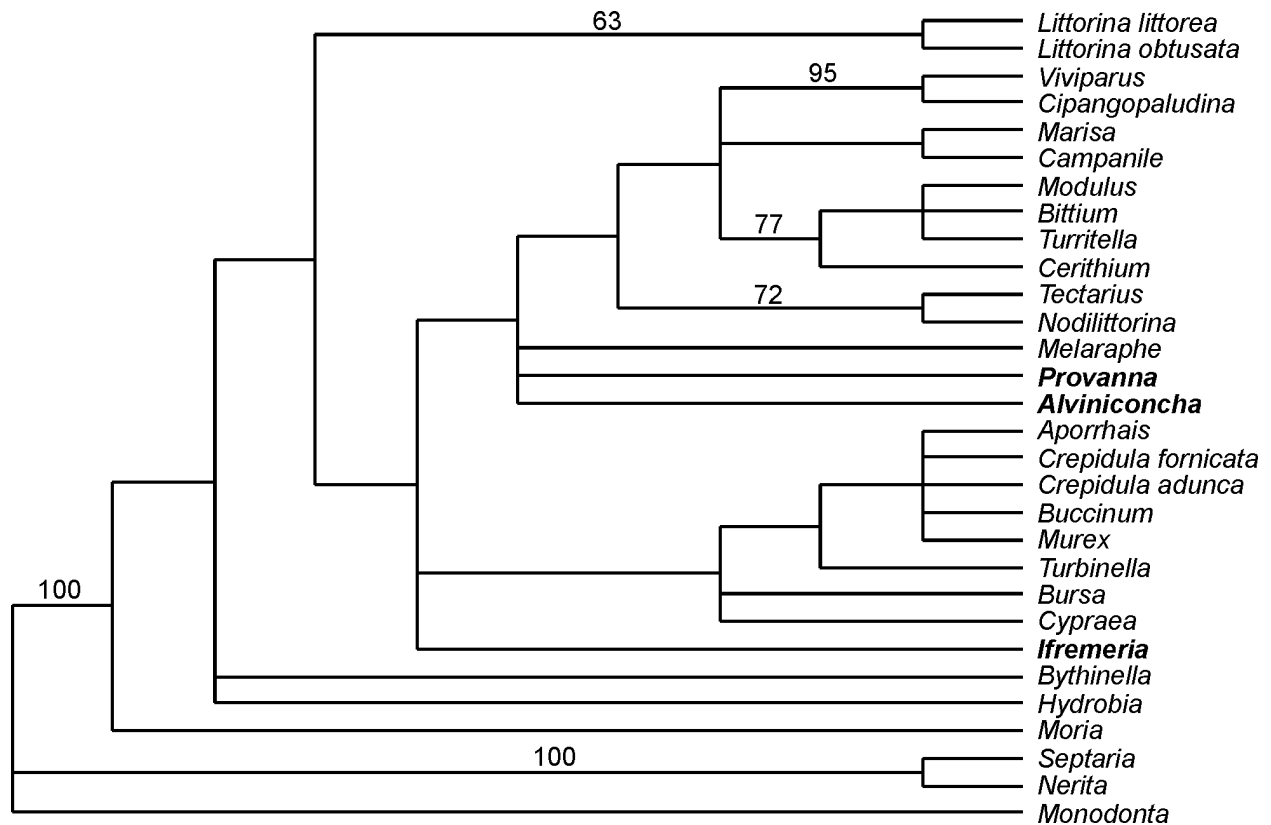


Abb. 3: MP-Analyse des Fragments A-56, Strikter Konsensus Baum basierend auf acht sparsamsten Bäumen. Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

Beide Analysen unterscheiden sich nur geringfügig. So ist das Schwestergruppenverhältnis [*P. variabilis*, *A. hessleri*] bei der Analyse von A+ aufgelöst und auch gut unterstützt, während es bei A- nicht aufgelöst werden konnte. In beiden Fällen gehören sie in ein Taxon zusammen mit den Cerithioidea, einigen Littorinidae, *Campanile* und den Ampullarioidea/Cyclophoroidea. All diese Taxa stellen eher ursprüngliche taenioglosse und architaenioglosse Taxa dar. Die moderneren Taenioglossa sind zusammen mit den wenigen Vertretern der Neogastropoden monophyletisch und die Truncatelloidea erscheinen als Paraphylum an der Basis der Innengruppe. Auffällig ist die isolierte Stellung von *I. nautiliei*, die die Monophylie der Provannidae in Frage stellt.

4.1.2. MP-Analysen mit "topological constraint"

Die Analyse von A+ mit dem "topological constraint" eines Monophylums Littorinidae ergab 743 gleich sparsame Bäume mit einer Länge von 297, also vier Merkmalswechseln mehr, als in der Analyse ohne "constraint" benötigt wurden. Der SLP-Test ergab, dass diese längeren Bäume nicht signifikant schlechter zum Datensatz passen (vgl. Tabelle 5), also ein Monophylum Littorinidae nicht auszuschließen ist. Die übrigen erkennbaren Gruppierungen sind die gleichen, wie in der ursprünglichen Analyse ([*P. variabilis*, *A. hessleri*], [Cerithioidea, *Campanile*, Architaenioglossa] und basale paraphyletische Truncatelloidea). Die abgeleiteten Caenogastropoden und die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gruppierungen sind allerdings aufgelöst.

Die gleiche Analyse bei Fragment A-56 hat zu ähnlichen Ergebnissen geführt (21 gleich sparsame Bäume, Länge: 159, CI= 0,6855, RI= 0,7401, RC= 0,5079, SLP-Test s. Tabelle 5).

Tabelle 5. Übersicht der Ergebnisse des SLP-Tests. Einer der kürzesten Bäume der ursprünglichen Analyse wurde jeweils mit allen kürzesten Bäumen der "topological constraint"-Analysen verglichen. Signifikanzgrenze bei $P = 0,05$.

Taxa, deren Monophylie als "constraint" eingesetzt wurde	A+		A-56	
	Anzahl der zusätzlich benötigten Schritte	minimaler/maximaler P-Wert	Anzahl der zusätzlich benötigten Schritte	Minimaler/maximaler P-Wert
Littorinidae	4	0,2059/0,4701	2	0,3173/0,4795
Provannidae	2	0,1573/0,4795	1	0,3173/0,5637
jeweils Littorinidae und Provannidae	5	0,0956/0,3605	2	0,4795/0,5271

Auch die Annahme der Monophylie der Provannidae ist nach dem Vergleich der Bäume mit diesem "constraint" mit den ursprünglichen nicht abzulehnen. Die Analyse von A+ ergab 224 gleich sparsame Bäume, die nur zwei Merkmalswechsel mehr als der Ursprüngliche erfordern (Länge: 295, CI= 0,6203, RI= 0,6754, RC= 0,4190, SLP-Test s. Tabelle 5). Bei A-56 wird lediglich ein Schritt mehr als bei den Bäumen ohne "constraint" benötigt. Die Analyse ergab 24 Bäume mit einer Länge von 158 (CI= 0,6899, RI= 0,7461, RC= 0,5147, SLP-Test s. Tabelle 5).

Werden sowohl die Littorinidae als auch die Provannidae als monophyletische Taxa den Analysen aufgezwungen, ergeben sich für A+ 265 sparsame Bäume einer Länge von 298 (CI= 0,6141, RI= 0,6667, RC= 0,4094, SLP-Test s. Tabelle 5) (Konsensus-Baum in Abb. 4) und für A-56 fünf sparsame Bäume mit einer Länge von 159 (CI= 0,6855, RI= 0,7409, RC= 0,5079, SLP-Test s. Tabelle 5) (Konsensus-Baum in Abb. 5). Auch in diesem Fall bleiben die

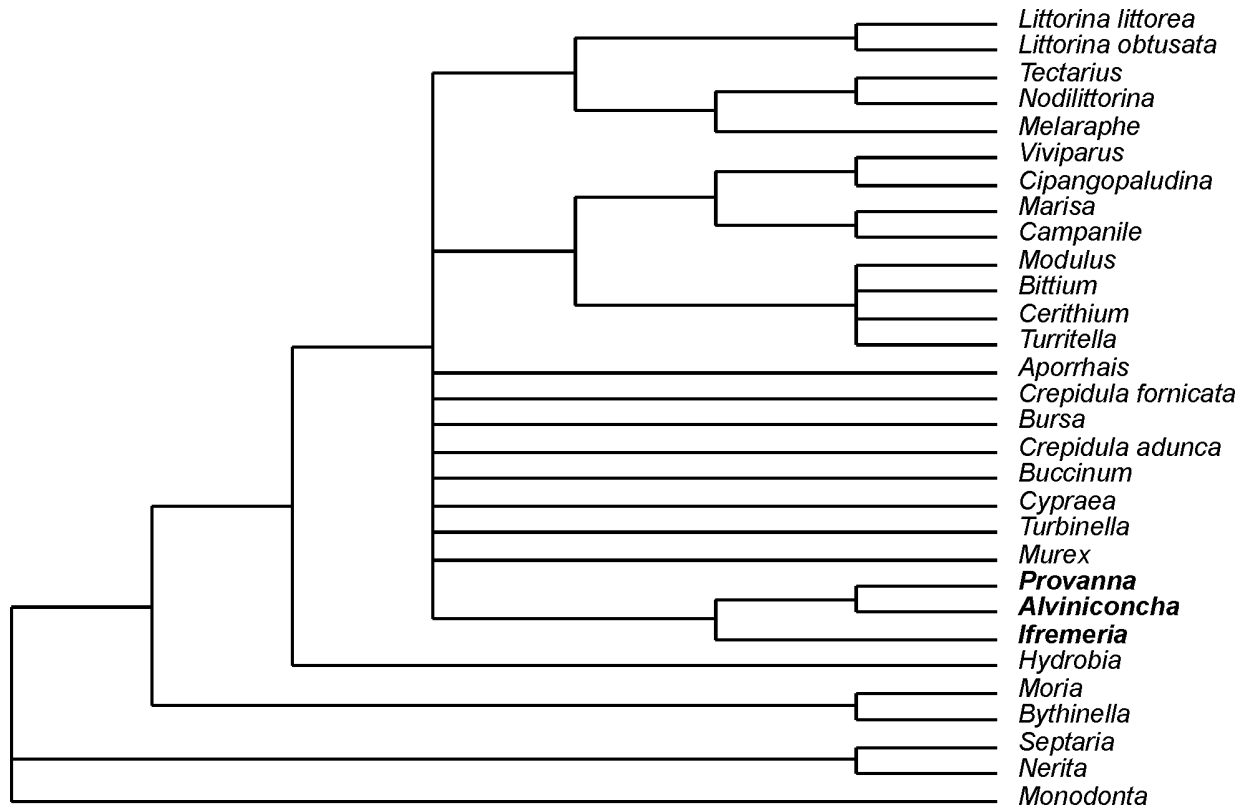


Abb. 4: MP-Analyse des Fragments A+ mit jeweils Provannidae und Littorinidae als "topological constraint", Strikter Konsensus Baum basierend auf 265 sparsamsten Bäumen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

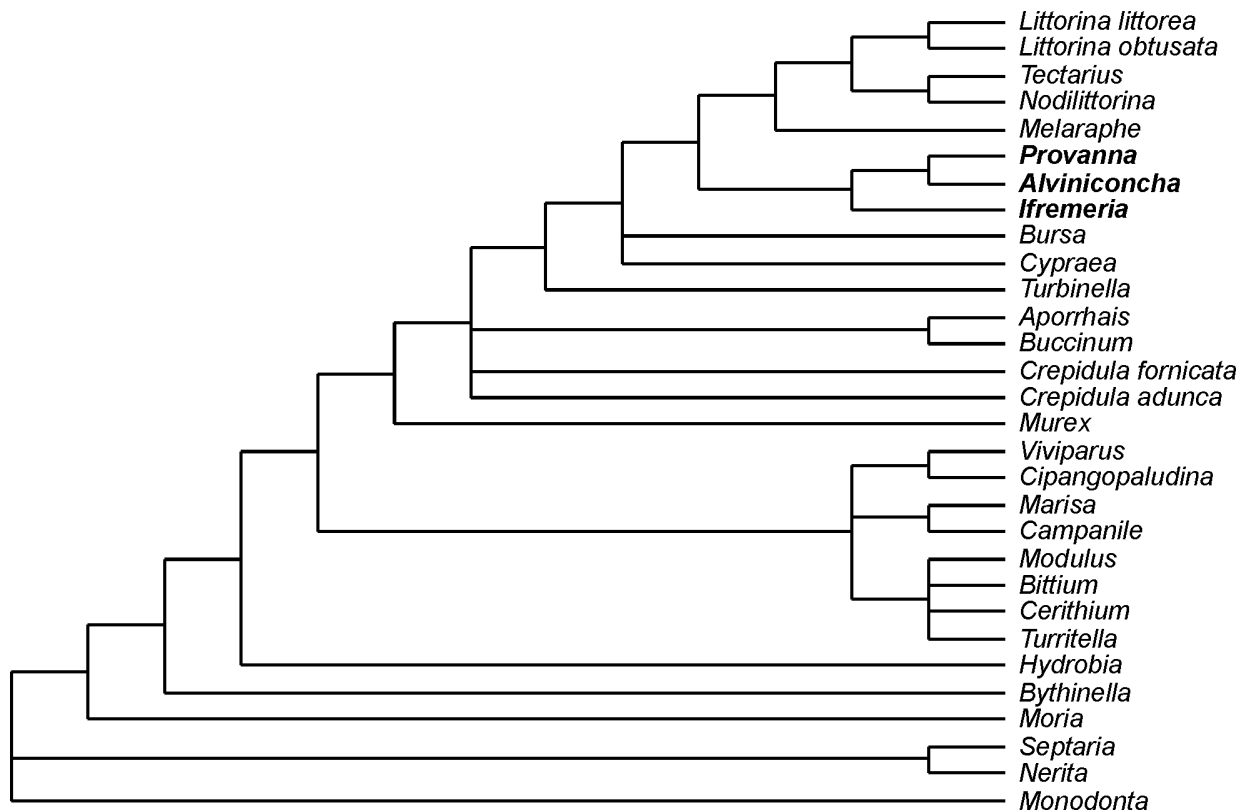


Abb. 5: MP-Analyse des Fragments A-56 mit jeweils Provannidae und Littorinidae als "topological constraint", Strikter Konsensus Baum basierend auf fünf sparsamsten Bäumen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

Architaenioglossa mit *Campanile* als Schwestergruppe zu den Cerithioidea erhalten und die Truncatelloidea stellen wiederum eine paraphyletische Gruppe dar. Für Fragment A+ sind die höheren "Neotaenioglossa" und Neogastropoda und die Beziehungen innerhalb der Caenogastropoden (ohne Truncatelloidea) unaufgelöst, während bei A-56 die Provannidae die Schwestergruppe der Littorinidae sind. Auch die Beziehungen innerhalb der höheren "Neotaenioglossa" und Neogastropoda sind z.T. aufgelöst, stehen aber im Gegensatz zur gängigen Klassifizierung (z.B. *Aporrhais* als Schwestertaxon von *Buccinum*). Ein Schwestergruppenverhältnis der Provannidae und Littorinidae ist zwar im strikten Konsensus-Baum von A+ nicht zu finden, es taucht aber in 31 (=11,7%) der 265 Bäume auf, die diesem Konsensus-Baum zugrunde liegen und wird daher durch diese Analyse nicht ausgeschlossen.

4.1.3. ML-Analyse

Für A-56 wurde im LRT das Modell TrNef +I+G (TAMURA & NEI 1993, mit gleichen Basenfrequenzen) als geeignet ermittelt. Es handelt sich dabei um eine Variante des General-Time-Reversible (GTR) Modells (RODRÍGUEZ et al. 1990), das sechs verschiedene Substitutionsraten annimmt. Der ML-Baum mit $-\ln = 1263,48$ ist in Abb. 6 dargestellt.

Die Provannidae sind wiederum nicht monophyletisch und es lässt sich für sie kein eindeutiges Schwestergruppenverhältnis ermitteln, im Gegensatz zur MP-Analyse scheinen sie aber mit den abgeleiteten Formen in einem Monophylum zu stehen, wenn auch dort an der Basis. Die Truncatelloidea sind nach dieser Analyse monophyletisch und bilden die Schwestergruppe zur Gattung *Littorina*. Die Cerithioidea (ohne *Campanile*) sind ebenfalls monophyletisch und bilden mit den hier paraphyletischen Ampullarioidea die basalen Taxa. Wie schon in der MP-Analyse steht die Gattung *Crepidula* innerhalb der Neogastropoden und modernen Taenioglossen.

Das ebenfalls im Programm MODELTEST implementierte Verfahren nach AKAIKE (1974) zum Vergleich unterschiedlicher Modelle hat eine andere Variante des GTR-Modells vorgeschlagen, dessen Verwendung zur gleichen Topologie führte.

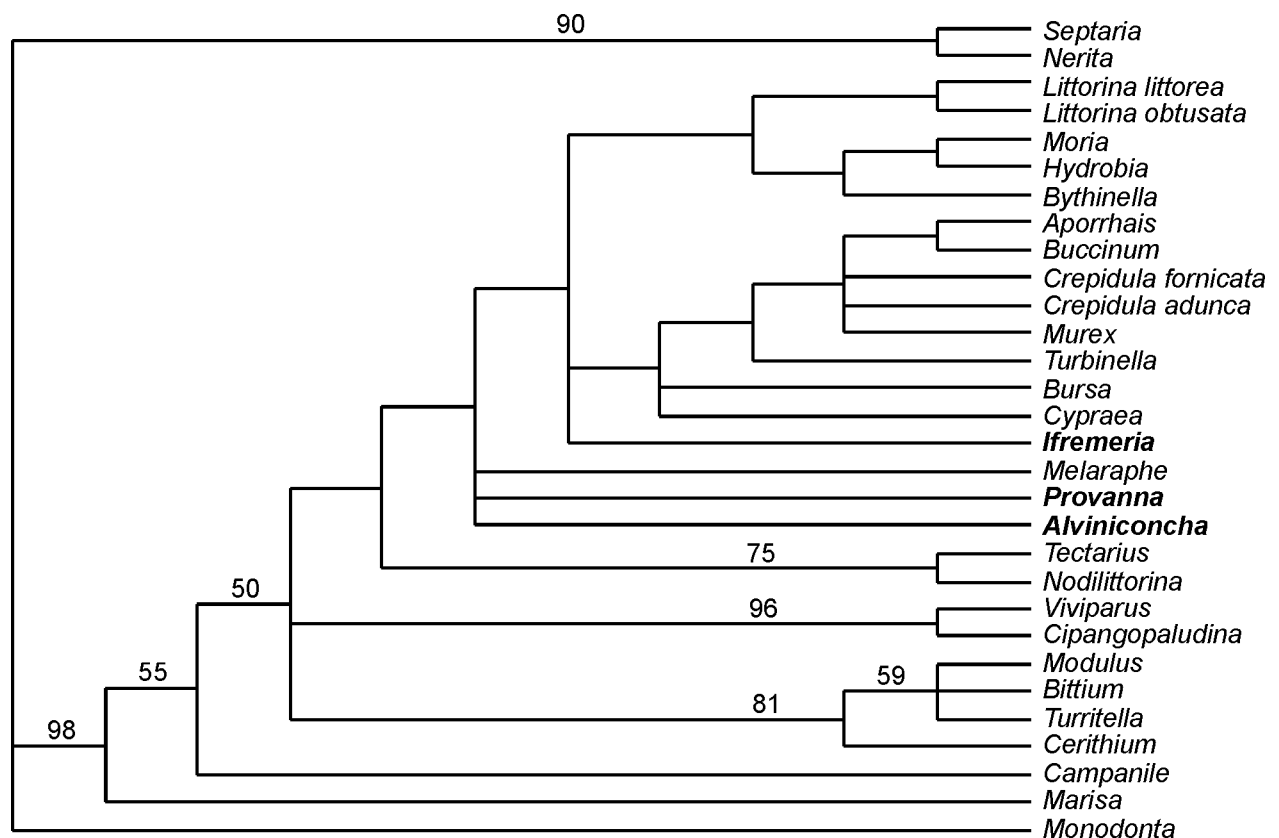


Abb. 6: ML-Analyse des Fragments A-56, verwendetes Evolutionsmodell: TrNef +I+G, Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

4.1.4. NJ-Analyse

Der NJ-Baum von A-56 (Abb. 7) zeigt im wesentlichen die gleiche Topologie wie der ML-Baum.

Die Provannidae sind paraphyletisch, wobei wiederum *Provanna* und *A. hessleri* eine Schwestergruppe bilden, die hier mit einer Bootstrap-Unterstützung von 65% mit *Melaraphe* ein Taxon bilden. Außerdem wird deutlich, dass die Distanzen zwischen den Taxa z.T. nur sehr gering sind (z.B. bei den Provanniden).

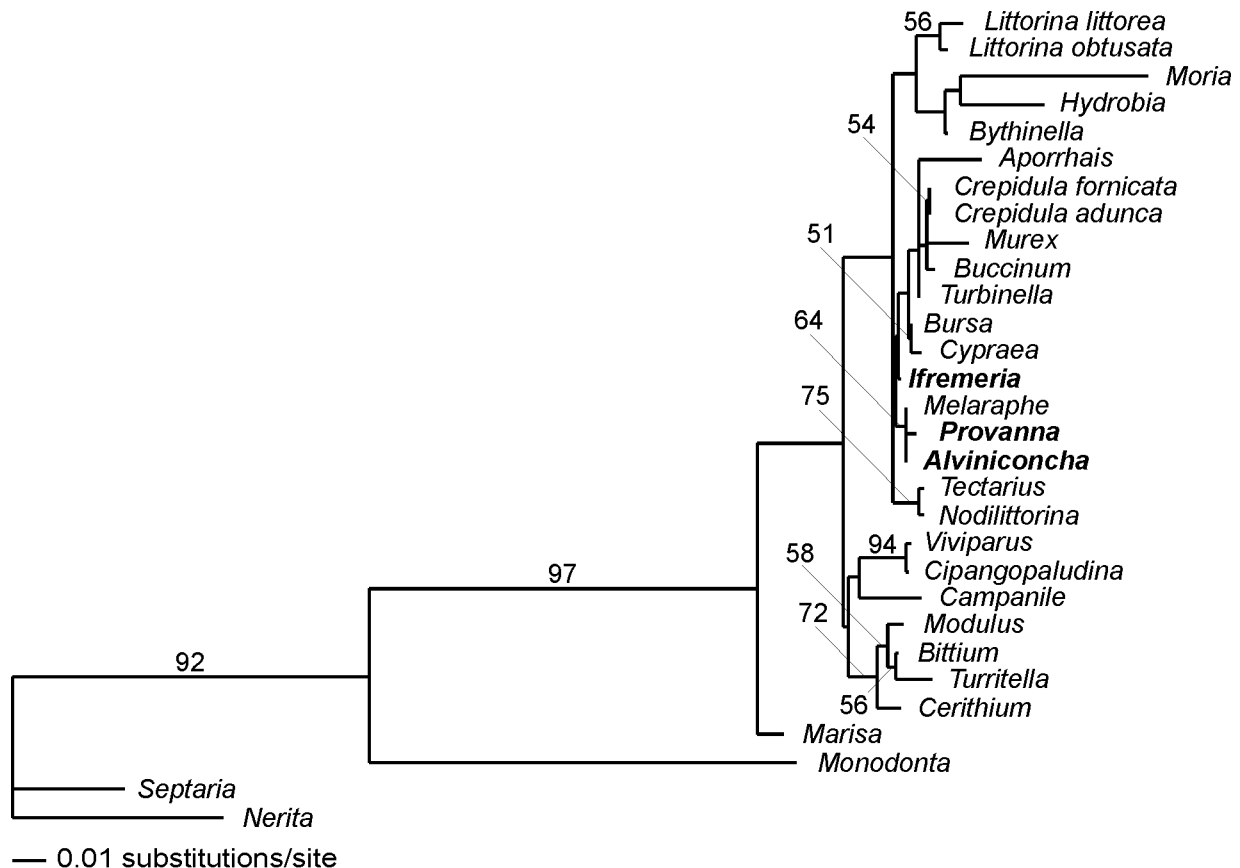


Abb. 7: NJ-Analyse des Fragments A-56, verwendetes Evolutionsmodell: TrNef +I+G, Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

4.1.5. Zusammenfassung der Ergebnisse der molekularen Analysen von A

In allen Analysen stellt die Innengruppe ein gut unterstütztes (Bootstrap-Werte: 91-100%) Monophylum dar, die Cerithioidea sind monophyletisch, *Campanile* steht zwischen den Cerithioidea und den Architaenioglossa, die Truncatelloidea sind mono- bzw. paraphyletisch und *Crepidula*, *Aporrhais*, *Bursa*, *Cypraea*, *Buccinum*, *Murex* und *Turbinella* bilden ein Taxon. Dies belegt, dass die früher als Mesogastropoda bezeichneten Taxa paraphyletisch sind. Die Littorinidae spalten sich in die Gattung *Littorina* und die drei anderen Gattungen (*Tectarius*, *Nodilittorina*, *Melaraphe*) dieser Überfamilie auf, wobei die "constraint"-Analyse gezeigt hat, dass dies nicht zwingend ist, also weiterhin von monophyletischen Littorinoidea ausgegangen werden kann.

Die Verwandtschaftsverhältnisse für die Provannidae konnten nicht eindeutig aufgelöst werden. *Provanna* und *Alviniconcha hessleri* bilden häufig eine Schwestergruppe, die z.T. in der Nähe von *Melaraphe* (Littorinidae) zu finden ist. *Ifremeria nautili* dagegen tritt z.T. an der Basis des Taxons [*Aporrhais*, *Murex*, etc.] auf. Nur in der Analyse mit aufgezwungenen, monophyletischen Porvannidae und Littorinidae stehen diese beiden Familien in einem Schwestergruppenverhältnis.

Berücksichtigt man die an einigen Stellen geringe Auflösung und die schlechten Unterstützungen vieler Äste, so lässt sich aus der Analyse dieser Alinierung (A) für die Vertreter der Provannidae eine systematische Stellung zwischen den basalen "Neotaenioglossa" und dem Zweig der "Neotaenioglossa", der zu den Neogastropoda führt, ableiten. Eine Position innerhalb der Architaenioglossa bzw. ein Schwestergruppenverhältnis zu den Ampullarioidea kann hiernach ausgeschlossen werden.

Der MP Konsensus-Baum von AB- (Abb. 9) unterscheidet sich nur in der Position von *Nodilittorina* in einem Monophylum mit *Littorina* und der im strikten Konsensus nicht aufgelösten Position von *I. nautiliei*, die im 50%-Mehrheitsregel Konsensus-Baum (Abb. 10) aber der von AB+ entspricht.

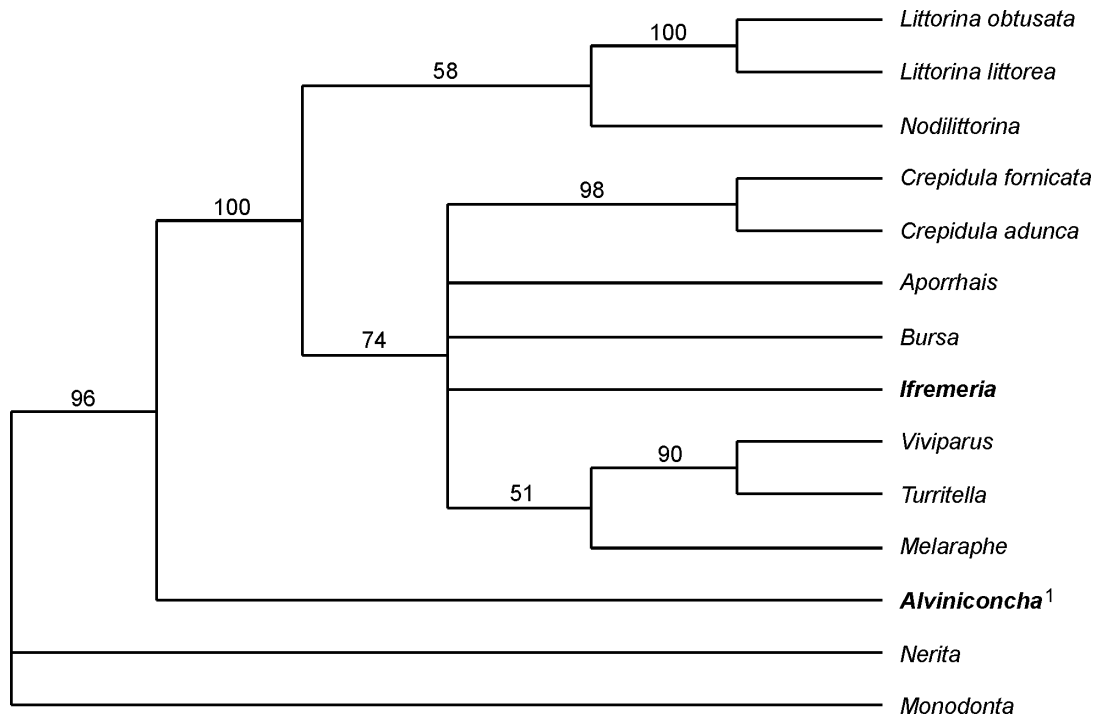


Abb. 9: MP-Analyse des Fragments AB-, Strikter Konsensus Baum basierend auf drei sparsamsten Bäumen. Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt. ¹: Sequenzabschnitte A und B von verschiedenen Exemplaren.

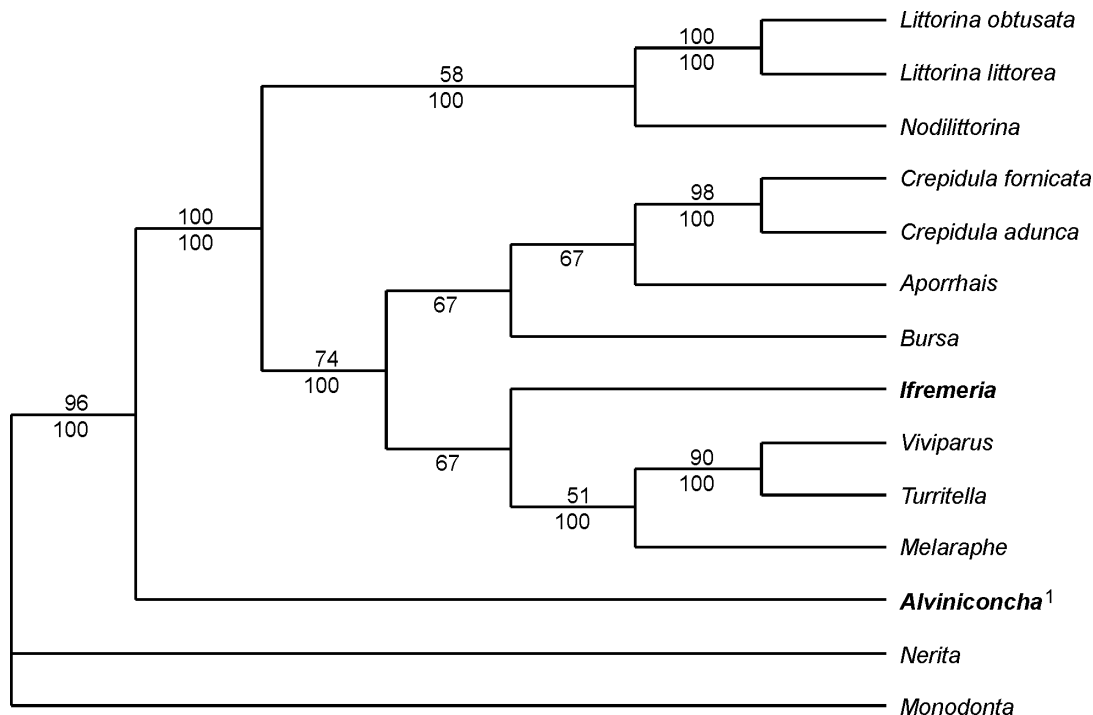


Abb. 10: MP-Analyse des Fragments AB-, 50% Mehrheitsregel Konsensus Baum (Werte unterhalb der Äste) basierend auf drei sparsamsten Bäumen. Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt. ¹: Sequenzabschnitte A und B von verschiedenen Exemplaren.

4.2.2. ML-Analyse

Für Fragment AB- wurde das Modell TrNef+G durch den LRT ausgewählt, welches einer Variante des GTR-Modells mit Gamma-Verteilung entspricht. Der Baum mit $-\ln = 3546,07$ ist in Abb. 11 dargestellt. Seine Topologie entspricht der des 50%-Mehrheitsregel Konsensus-Baumes der MP-Analyse, nur ist die Position von *I. nautiliei* nicht aufgelöst.

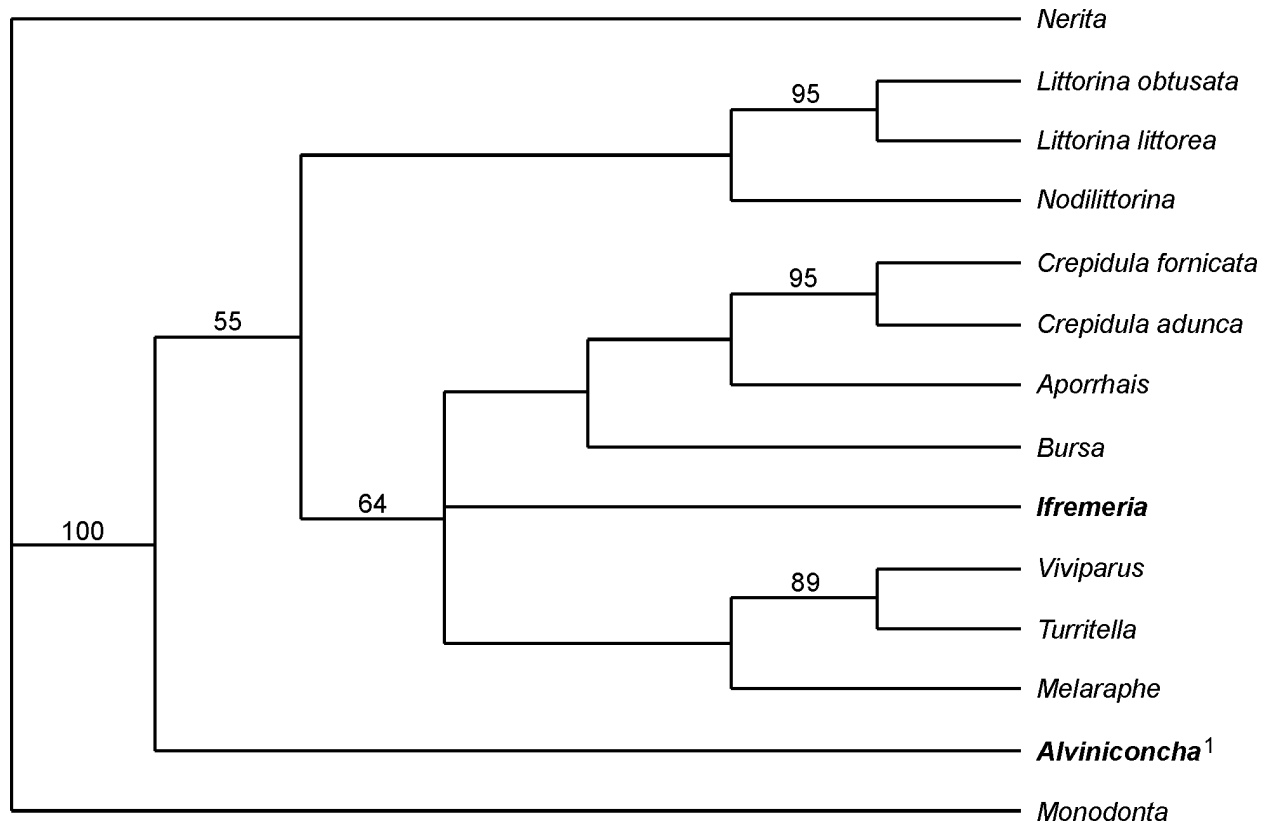


Abb. 11: ML-Analyse des Fragments AB-, verwendetes Evolutionsmodell: TrNef+G, Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt. ¹: Sequenzabschnitte A und B von verschiedenen Exemplaren.

4.2.3. NJ-Analyse

Die aus den NJ-Analysen resultierenden Bäume sind in den Abb. 12 und 13 zu finden. Auch sie entsprechen im wesentlichen den Ergebnissen der anderen Analysen.

4.2.4. Zusammenfassung der Ergebnisse der molekularen Analysen von AB

Insgesamt lässt sich aus der Auswertung des Fragments AB eine ähnliche Schlussfolgerung ziehen, wie für A, wenn man die Position von *Alviniconcha hessleri* auf Grund der unsicheren Sequenzidentität nicht mit berücksichtigt. Das auf den ersten Blick auffällige Schwestergruppenverhältnis von *Viviparus* und *Turritella* ist auf die geringe Taxazahl dieses Datensatzes zurückzuführen und deutet auf eine Verwandtschaft der Cerithioidea mit den Architaenioglossa hin, bzw. bestätigt, dass die Cerithioidea ein ursprüngliches Taxon innerhalb der Caenogastropoda darstellen.

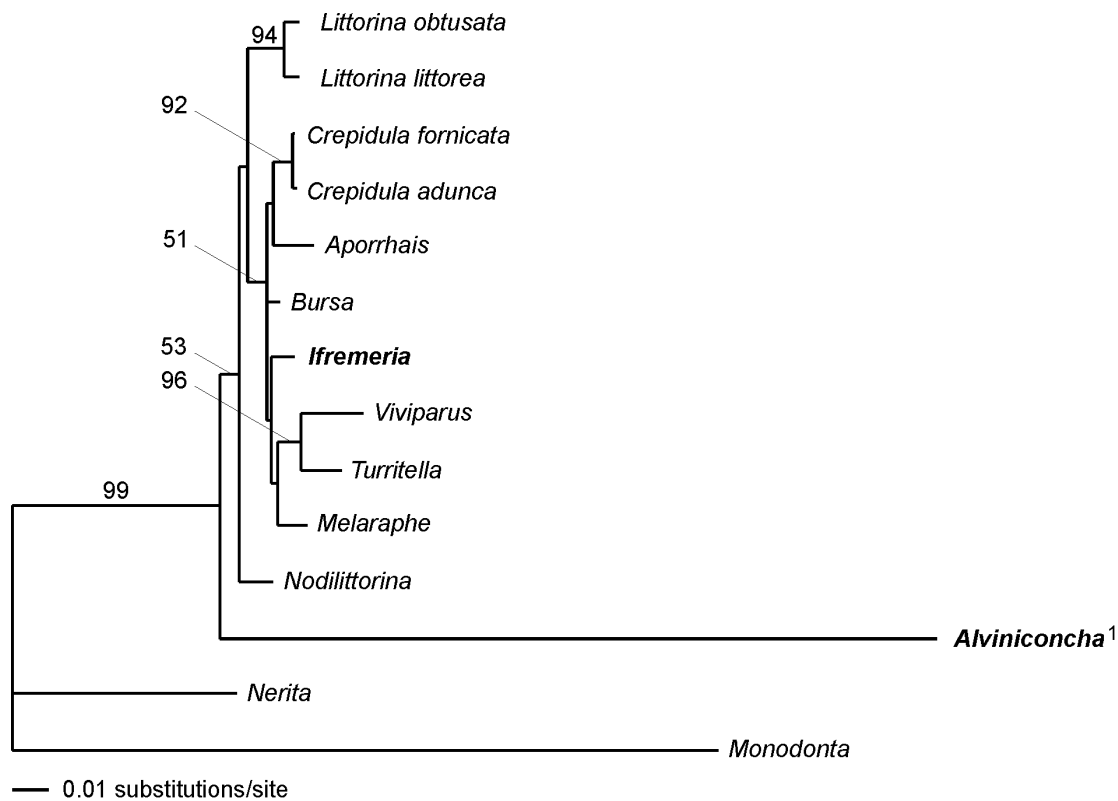


Abb. 12: NJ-Analyse des Fragments AB+, verwendetes Evolutionsmodell: TrNef+I+G, Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt. ¹: Sequenzabschnitte A und B von verschiedenen Exemplaren.

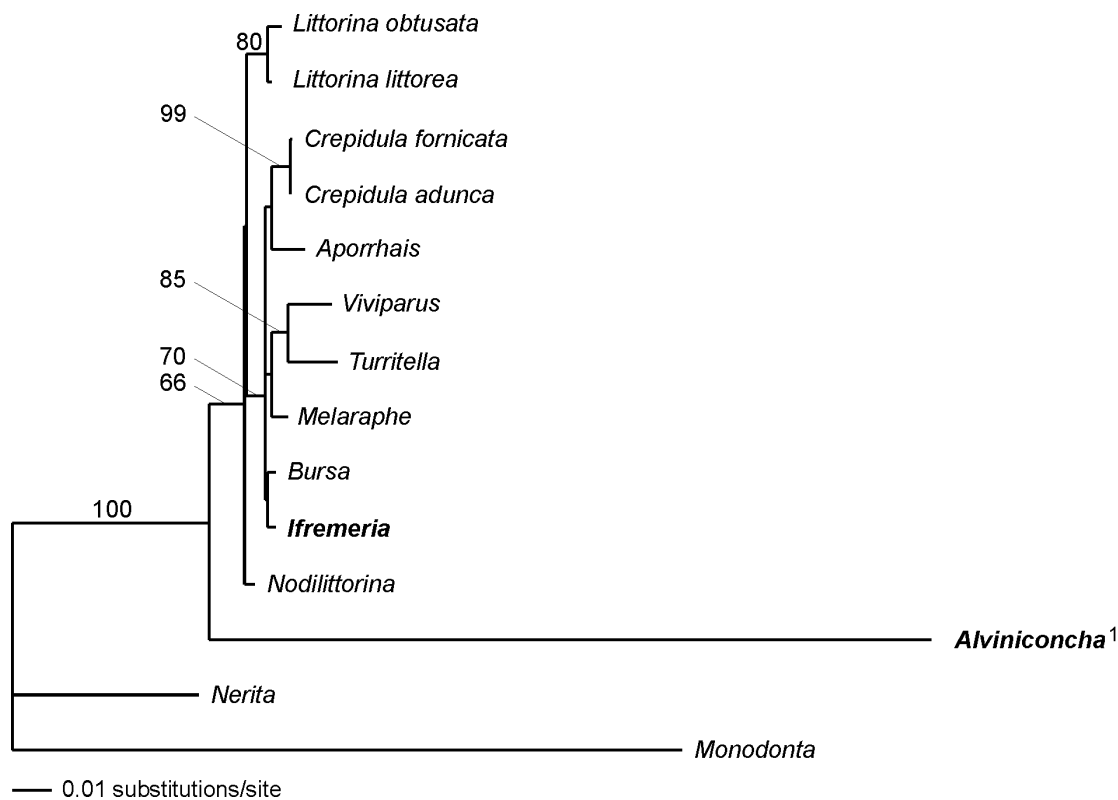


Abb. 13: NJ-Analyse des Fragments AB-, verwendetes Evolutionsmodell: TrNef+G, Bootstrap-Werte über 50% sind oberhalb der Äste eingetragen. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt. ¹: Sequenzabschnitte A und B von verschiedenen Exemplaren.

5. DISKUSSION DER MOLEKULAREN ANALYSE

5.1. Diskussion der molekularen Methoden

5.1.1. DNA-Extraktion und -Amplifikation

Aus frischen, tiefgefrorenen Tieren konnten problemlos ausreichende Mengen DNA isoliert werden. Auch direkt in 70%igem Ethanol aufbewahrte Exemplare stellten kein Problem dar, wenn die Proben innerhalb des gleichen Jahres verarbeitet wurden. Das Mitaufreinigen des Schleims, der besonders bei Mollusken zu Störungen der nachfolgenden Reaktionen führen kann (WINNEPENINCKX et al. 1993) wurde dadurch eingeschränkt, dass, wenn möglich, Gonaden- und Mitteldarmdrüsengewebe verwendet wurde und nicht der schleimdrüsenreiche Fußmuskel. Fielen trotzdem Schleimreste an, wurden diese bei der Aufreinigung über die Säulen entfernt. Problematisch erwiesen sich die in Formol fixierten Gastropoden, besonders die der hydrothermalen Quellen. Es sind eine Reihe von Untersuchungen bekannt, in denen DNA aus getrocknetem, mumifiziertem und formolfixierten Geweben erfolgreich isoliert wurde, die Fixierung alleine macht eine Extraktion daher nicht unmöglich, es können jedoch in der Regel nur wenige hundert Basenpaar lange Fragmente amplifiziert werden (PÄÄBO 1989, 1990, SHEDLOCK et al. 1997, CHASE et al. 1998, MCARTHUR & KOOP 1999). Formalin fördert die Assoziation der DNA mit Proteinen, so dass ein Großteil der vorhandenen DNA bei der Extraktion verloren geht (SHEDLOCK et al. 1997). Bei dem hier verwendeten Protokoll (nach SHEDLOCK et al. 1997), mit dem die besten Ergebnisse erzielt werden konnten, wird durch die dreitägige Inkubation des Gewebes in relativ großen Puffermengen erreicht, dass überschüssiges Formalin ausgewaschen wird. Dennoch war es in vielen Fällen nur möglich, stark degradierte DNA zu isolieren, die nicht amplifizierbar war. Dies könnte an der Behandlung der Tiere vor der Fixierung liegen. Von den *Alviniconcha*- und *Ifremeria*-Exemplaren der OLGA-Expedition aus dem Manus Becken ist bekannt, dass die Tiere nicht sofort an Deck des Forschungsschiffes fixiert wurden. Es ist daher denkbar, dass sie bereits vor der Fixierung abgestorben sind und die körpereigenen DNAsen bereits mit der Degradierung der DNA begonnen hatten. Da aber auch die Isolierung aus tiefgefrorenen *Provanna*-Arten (Material von der Cascadia Subduction zone), die nur zum Transport in Ethanol überführt wurden nicht erfolgreich war, müssen noch weitere Gründe vorliegen. Da die Tiere dieses Lebensraums gegenüber anderen Tiefsee- und Flachwasserarten z.T. stark erhöhte Metallionenkonzentrationen in den Geweben zeigen (VÖLLENKLE 1998), könnten auch dadurch bisher unbekannte Hemmeffekte auftreten. Eine wichtige Rolle spielt auch noch die Menge des eingesetzten Gewebes, die bei *Provanna* Größenbedingt wesentlich geringer als bei *Alviniconcha* und *Ifremeria* ist. Eine weitere Beeinträchtigung stellt das Alter der Proben dar, da die DNA-Ausbeute mit zunehmenden Lagerzeiten sinkt (SHEDLOCK et al. 1997).

Wenn möglich sollte daher auf frisches Material zurückgegriffen werden. Dies ist aber besonders bei den hier untersuchten Taxa aufgrund der äußerst aufwendigen Materialbeschaffung nicht möglich. Viele der hydrothermalen Gastropodenarten liegen nur in Form von formolfixiertem Material vor. Zusätzlich gibt es Arten, die nur von wenigen Exemplaren bekannt sind, so dass eine DNA-Extraktion, die zur Zerstörung der Tiere führt, nicht in Frage kommt oder nur bei einer begrenzten Anzahl erlaubt ist. So durfte von den aus dem Chicago Field Museum zur Verfügung gestellten Arten nur bei 20 von ca. 50 Exemplaren ein "destructive sampling" vorgenommen werden. Durch einen Verzicht auf die Untersuchung formolfixierten Materials würde aber wertvolle Information verloren gehen. Außerdem ist die Weiterentwicklung der Methoden zur Bearbeitung von formolfixiertem Material wichtig, da durch die Aufarbeitung einer Vielzahl von Museumsexemplaren eine Reihe von interessanten phylogenetischen und populationsgenetischen Fragestellungen bearbeitet werden können (z.B. FRANCE & KOCHER 1996).

Aus den oben genannten Schwierigkeiten ist auch zu erklären, warum zunächst nur ein ca. 450 bp langes Fragment amplifiziert wurde und die PCR des zweiten ca. 710 bp langen Fragments nur in wenigen Fällen erfolgreich war.

5.1.2. Sequenzeditierung und Alinierung

In einigen Fällen (z.B. *Alviniconcha*) enthielten die Sequenzen Bereiche, die deutlich unterschiedlich von den Vergleichssequenzen waren. Da die Überprüfung der jeweiligen Sequenzen mit einer BLAST-Suche (s.o.) aber ergeben hat, dass es sich sehr wahrscheinlich um Gastropoden handelt, kann eine Kontamination ausgeschlossen werden. Ob diese Artefakte bei der Amplifizierung oder später entstanden sind oder ob es Folgen der Fixierung sind, konnte nicht geklärt werden. Nach Möglichkeit wurden solche Sequenzen nicht mit in die Analyse einbezogen (Ausnahme: Fragment B von *Alviniconcha* für die Analyse des Fragments AB).

Die Alinierung der Sequenzen entspricht einer Homologisierung, im Fall der Sequenzen einer Positionshomologie der Nukleotide, die Voraussetzung für eine nachfolgende phylogenetische Analyse ist. Die Bedeutung der Alinierung zeigt sich darin, dass unterschiedliche Alinierungen zu unterschiedlichen Baumrekonstruktionen führen können (MORRISON & ELLIS 1997). Im Fall der 18S rDNA wird eine korrekte Alinierung dadurch erleichtert, dass es sich um ein in weiten Strecken hoch konserviertes Gen handelt und der Forderung entspricht, dass die Sequenzunterschiede 30% nicht übersteigen sollten, um zuverlässige Alinierungen durchzuführen (HILLIS & DIXON 1991). Andererseits liegen zwischen den konservierten Abschnitten immer wieder hochvariable Bereiche deren Alinierung nicht eindeutig ist. Eine Veränderung der Programmeinstellungen (z.B. "gap-penalty", Transitions-/Transversionsrate) hat zwar zu unterschiedlichen Alinierungen geführt, allerdings nur in den hochvariablen Bereichen, die übrigen Positionen blieben gleich. Da es keine objektiven Kriterien für die Exaktheit in solchen Bereichen gibt (HALL 2001), schien die Verwendung der

Standardeinstellungen gerechtfertigt, zumal für die meisten Analysen jeweils die Alinierung verwendet wurde, aus der die uneindeutigen Bereiche entfernt waren. Der Vergleich der MP-Analysen mit bzw. ohne hochvariable Positionen hat gezeigt, dass die Ergebnisse in der vorliegenden Untersuchung nicht grundsätzlich voneinander abweichen (s. Abb. 2 u. 3), das phylogenetische Signal der hochvariablen Positionen also dem der übrigen Bereiche entspricht oder nicht vorhanden ist.

5.1.3. Analyseverfahren

5.1.3.1. Maximum Parsimony (MP)

Der Vorteil des MP-Verfahrens besteht darin, dass es sehr wenig Annahmen zum Evolutionsprozess macht und kein spezifisches Evolutionsmodell vorausgesetzt wird. Des weiteren ist es mathematisch gut untersucht und es sind erprobte Computerprogramme vorhanden.

Ein Nachteil liegt darin, dass das MP-Verfahren die implizite Annahme macht, dass evolutiver Wandel selten ist, da nur dann beobachtete Übereinstimmungen als Homologien betrachtet werden können (PAGE & HOLMES 1998). Dies ist besonders bei Sequenzdaten, die zur Lösung lang zurückliegender Aufspaltungsereignisse herangezogen werden fraglich. Es kann dann nicht mehr zwischen Homologien und Konvergenzen unterschieden werden, zumal pro Position nur vier Merkmalszustände zur Verfügung stehen.

Auch Mehrfach- und Rückmutationen werden vom MP-Verfahren nicht erkannt, so dass es zum sogenannten Effekt des "long branch attraction" kommt (FELSENSTEIN 1978). Dabei kommt es zur falschen gemeinsamen Gruppierung zweier Taxa in denen konvergent die gleichen Substitutionen stattgefunden haben. Dies Phänomen tritt besonders bei langen Ästen auf, also solchen, in denen viel evolutiver Wandel stattgefunden hat. Um dies zu verhindern, kann versucht werden, die langen Äste aufzubrechen, indem weitere, möglichst verwandte Taxa zur Analyse hinzugefügt werden (SWOFFORD et al. 1996). Durch diesen Effekt kann es auch dazu kommen, dass einzelne lange Äste fälschlicherweise an die Basis der Innengruppe rücken, weil sie von "langen Außengruppenästen" angezogen werden (SWOFFORD et al. 1996). Es sollten daher mehrere Außengruppentaxa eingesetzt werden. Auch kann im Parsimonieverfahren die Polarität der Merkmale nur über die Außengruppe ermittelt werden. Apomorphien der Außengruppe werden dann automatisch als Plesiomorphien bewertet und führen ebenfalls zu Fehlern (WÄGELE 2000).

5.1.3.2. Maximum Likelihood (ML)

Maximum Likelihood hat gegenüber dem MP-Verfahren den Vorteil, dass über die Verwendung von Modellen zur Sequenzevolution die Annahme gemacht werden kann, dass auf langen Ästen mehr Transformationen stattfinden als auf kurzen. Die Verwendung von expliziten Annahmen zur Sequenzevolution über die Modelle kann sowohl als Vorteil, als auch als Nachteil betrachtet werden (PAGE & HOLMES 1998). Der Nachteil besteht darin, dass es fraglich ist, ob das jeweilige Modell das richtige ist, da ein falsches Modell auch zu falschen Ergebnissen führt. Allerdings soll das ML-Verfahren relativ robust gegen Verletzungen der Annahmen sein (HUELSENBECK 1995). In den Modellen können außerdem nur Substitutionen berücksichtigt werden und keine Insertionen bzw. Deletionen, was die Fehlerwahrscheinlichkeit bei vielen gaps in der Alinierung erhöht. Eine Möglichkeit zur Auswahl des Modells besteht in der Verwendung des Likelihood-Ratio-Tests (s. Kapitel 3.2.2.4.).

Ein großer Nachteil des ML- Verfahrens ist der große Rechenaufwand des Verfahrens. Zudem soll gezeigt worden sein, dass mehr als ein maximaler Likelihoodwert für einen gegebenen Baum existieren kann (PAGE & HOLMES 1998). Außerdem sollte immer berücksichtigt werden, dass der Likelihoodwert keine Wahrscheinlichkeitsaussage darüber macht, ob ein Baum der realen Phylogenese entspricht, sondern nur, ob er gut zum zugrunde liegenden Datensatz passt.

5.1.3.3. Neighbour Joining (NJ)

Im NJ-Verfahren werden die Sequenzdaten in Distanzen umgewandelt, wobei Information verloren geht (PAGE & HOLMES 1998). Auch hier können über die Verwendung von Modellen z.B. Mehrfachmutationen berücksichtigt werden, das Verfahren ist schnell und ergibt jeweils nur einen Baum. Die Distanzen werden aber durch Autapomorphien einer Sequenz verfälscht (WÄGELE 2000) und es kann zu Fehlern kommen, wenn einige der Distanzen besonders lang sind (so wie es im vorliegenden Datensatz der Fall zu sein scheint) oder die Substitutionsraten stark variieren (LI 1997).

5.1.3.4. Baumstatistik

Bei der MP-Analyse wird der Homoplasiegrad mit Hilfe von Indices bewertet. Der "consistency index" (CI) berechnet sich aus dem Verhältnis der theoretischen minimalen Anzahl der Merkmalswechsel zu der tatsächlich beobachteten Zahl der Merkmalswechsel. Der "rescaled consistency index" (RC) beinhaltet eine Korrektur, um den Einfluss von nichtinformativen Merkmalen (z.B. Autapomorphien) zu berücksichtigen und der "retention index" (RI) macht eine Aussage über das Verhältnis scheinbarer zu tatsächlicher Synapomorphie (SCHUH 2000). Bei der Beurteilung der Indices muss beachtet werden, dass natürlich die Homoplasie in einem Datensatz mit zunehmender Taxa- und Merkmalszahl steigt und damit die Werte sinken. Eine Aussage über die Qualität einzelner Monophyliehypothesen geben sie nicht (WÄGELE 2000).

Die Bootstrapanalyse, die die Stützung einzelner Verzweigungen durch den Datensatz testen soll, kann aus verschiedenen Gründen zu verfälschten Ergebnissen kommen. So kann durch die unsichere Stellung einer Sequenz, deren Position innerhalb des Baumes sehr variabel ist, der Wert einer eigentlich gut unterstützten Gruppe verringert werden (PAGE & HOLMES 1998). Zu hohe Werte können durch kongruente Zufallsübereinstimmungen entstehen und zu niedrige Werte, wenn eine Gruppierung nur durch sehr wenige, aber kongruente Merkmale gestützt wird. Auch Autapomorphien beeinflussen den Wert (CARPENTER 1996). Zudem weicht das Verfahren das Prinzip der Sparsamkeit auf (RIEPEL 1999).

5.2. Diskussion der Ergebnisse der molekularen Analyse

Insgesamt haben die verschiedenen Methoden der Baumrekonstruktion zu sehr ähnlichen Ergebnissen geführt. In keiner der Analysen konnte aber die Position der Provannidae eindeutig aufgelöst werden, die Familie stellte sich vielmehr als polyphyletisch dar. Die im Gegensatz zu *Ifremeria* basale und damit unterschiedliche Position von *Alviniconcha* in der Analyse des Fragments AB ist mit Sicherheit auf die nicht eindeutig bestimmte Sequenz bei *Alviniconcha* zurückzuführen, die zum einen aus Abschnitten, die aus zwei Exemplaren gewonnen wurden, besteht und zum anderen einige Positionen aufwies, die als Artefakte gedeutet werden können. Dies wird durch die NJ-Analyse (Abb. 12, 13) bestätigt, in der sich zeigt, dass die Sequenz hochgradig unterschiedlich zu den übrigen ist und daher wahrscheinlich auch durch einen "long-branch" Effekt fälschlicherweise an eine basale Position gerückt ist (s. Methodendiskussion).

Die Gründe für die Polyphyly der Provannidae in den Analysen des Fragments A sind weniger eindeutig. Auffällig ist, dass *Provanna* und *Alviniconcha* näher beieinander stehen als eine der Gattungen mit *Ifremeria*, was den morphologischen Befunden widerspricht (s.u.). Die beiden ersten Gattungen bilden in den Analysen von A-56 jeweils eine Polytomie mit *Melaraphe*, einer basalen Littorinidae. Betrachtet man die NJ-Analyse (Abb. 7), erkennt man, dass die Unterschiede zwischen den Sequenzen der Vertreter der Provannidae und zu den nächsten Verwandten sehr gering sind, so dass die wenigen variablen Positionen, die eventuell Synapomorphien darstellen, zumindest in der MP-Analyse nicht erkannt werden. Dass die Polyphyly der Provannidae nicht signifikant ist, hat auch die MP-Analyse mit dem "topological constraint" ergeben, die gezeigt hat, dass die Annahme eines solchen Monophylums nicht abzulehnen ist und in der Analyse von A-56 sogar nur einen Merkmalswechsel mehr benötigt als der kürzeste Baum. Gleiches gilt für die Littorinidae (s. Tabelle 5), die hier polyphyletisch sind.

In allen Analysen des Fragments A stellen die Cerithioidea ein gut gestütztes Monophylum dar, das im Schwestergruppenverhältnis zu den Architaenioglossa und *Campanile* steht. Dabei ist *Campanile* scheinbar näher verwandt mit den Architaenioglossa (*Marisa*) als mit den Cerithioidea, zu denen sie früher gestellt wurden (HOUBRICK 1981). Dies entspricht der Position einer molekularen Analyse von HARASEWYCH et al. (1998). Nach morphologischen Daten steht sie aber zwischen beiden Taxa (s.u.). Die Cerithioidea und Architaenioglossa gelten nach den

eigenen und anderen morphologischen Untersuchungen als ursprüngliche Taxa (HASZPRUNAR 1988, PONDER & LINDBERG 1997), eine Position, die sie in der ML- und NJ-Analyse einnehmen (s. Abb. 6, 7), nicht aber in den MP-Analysen, in denen sie abgeleitete Taxa darstellen. Dies könnte daran liegen, dass das Verfahren Sympleisiomorphien dieser Taxa fälschlicherweise als Apomorphien erkennt, da die sympleisiomorphen Merkmale in den übrigen Taxa bereits durch nachfolgende Mutationen überschrieben sind. Dies gilt entsprechend für die Position von *Viviparus* und *Turritella* in den Analysen von AB.

Die höheren "Neotaenioglossa" und Neogastropoda (*Aporrhais*, *Murex*, *Crepidula*, *Buccinum*, *Turbinella*, *Bursa*) bilden in den Analysen des Fragments A meist ein Monophylum, das intern unterschiedlich gut aufgelöst ist, aber häufig polyphyletische Neogastropoda zeigt, was aus morphologischer Sicht unwahrscheinlich erscheint (RIEDEL 2000). Dies ist so auch in einer anderen Untersuchung, die auf 18S rDNA basiert, zu finden (WINNEPENNICKX et al. 1998a), in der ebenfalls *Crepidula* das Schwestertaxon einer Neogastropode darstellt. Es könnte damit zusammenhängen, dass die Entstehung der Neogastropoden nicht so weit zurückliegt, dass sie mit Hilfe der 18S rDNA festgestellt werden kann, die als ungeeignet gilt, Divergenzen, die während der letzten 40 Mio. Jahre stattgefunden haben, aufzulösen (WINNEPENNICKX et al. 1998b). Eine Analyse der 28S rDNA bestätigt die Monophylie der Neogastropoda (ROSENBERG et al. 1994).

Die basale Position der Truncatelloidea (*Moria*, *Bythinella*, *Hydrobia*) in den MP-Analysen (Fragment A, s. Abb. 2-5) scheint auf einen "long-branch" Effekt zurückzuführen zu sein, da sie in den anderen beiden Methoden, die Mehrfachsubstitutionen besser berücksichtigen können, nicht basal stehen, sondern die Schwestergruppe von *Littorina* bilden, eine Position, die auch in der morphologischen Analyse bestätigt wurde (s.u.). Die NJ-Analyse (s. Abb. 7) zeigt auch relativ lange Äste für *Moria* und *Hydrobia*, die die Wahrscheinlichkeit eines "long-branch" Effektes erhöhen.

Die Analyse des längeren Fragments AB hat zu keinen eindeutigen Ergebnissen für die Position der Provannidae geführt, zumal die Sequenzgenauigkeit von *Alviniconcha* angezweifelt werden muss (s.o.). Insgesamt haben die zusätzlichen Sequenzabschnitte nicht zu einer besseren Auflösung geführt, vielmehr scheint hier die Auswahl der Taxa ungünstig zu sein (viele Littorinidae, nur jeweils einen Vertreter der Cerithioidea und Architaenioglossa), so dass die Ergebnisse dieser Bäume maximal als Tendenzen zu interpretieren sind.

Insgesamt stimmen die Analysen grundsätzlich mit der aktuellen Systematik überein. Die 18S rDNA scheint aber die Beziehungen bei den höheren "Neotaenioglossa" und Neogastropoden nicht richtig auflösen zu können. Auch die Position der Provannidae ist nicht eindeutig zu klären, obwohl ihre Position innerhalb der Architaenioglossa und Cerithioidea ausgeschlossen werden kann. Es gibt Hinweise auf verwandtschaftliche Nähe zu den Littorinoidea (s. Abb. 5 und Nähe von *Alviniconcha* und *Provanna* zu *Melaraphe*), aber auch auf eine basale Position der abgeleiteten "Neotaenioglossa". Zur Lösung des Problems wäre daher die Untersuchung anderer molekularer Marker sinnvoll, z.B. die 28S rDNA, die dann aber ältere Aufspaltungsereignisse

nicht ausreichend auflösen kann (MCARTHUR & KOOP 1999). Zusätzlich wäre es günstig, mehr tiefgefrorenes Material zu verwenden und mehrere Arten der Gattung *Provanna* und auch der Gattung *Desbruyeresia* einzubeziehen.

6. MORPHOLOGISCHE ANALYSE

6.1. Datenaufnahme

6.1.1. Schale

Für die morphologische Datenaufnahme wurden die Vertreter der Provannidae zunächst von außen (Schalenmerkmale) inspiziert und fotografisch dokumentiert. Juvenil- und Larvalschalen von *A. hessleri* und *P. variabilis* wurden mit einem HITACHI S-530 Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht. Bei *I. nautili* waren in keinem Fall Larvalschalen erhalten.

6.1.2. Weichkörper

Weichkörper wurden aus den Schalen herauspräpariert und unter dem Binokular betrachtet. Von *A. hessleri* und *I. nautili* wurden Dünnschnitte (Paraffineinbettung) im Bereich der Gonaden und Kiemen angefertigt, von *P. variabilis* wurde der Weichkörper eines kompletten Tieres geschnitten. Die Schnitte wurden dann einer Azan- oder Methylenblaufärbung unterzogen und mit dem Mikroskop ausgewertet. Teile des Weichkörpers von *I. nautili* und *P. variabilis* wurden zusätzlich mit dem REM untersucht. Dazu wurden die entsprechenden Präparate in 2%igem Glutardialdehyd nachfixiert, mit Ethylenglycol gewaschen und in wasserfreies Aceton überführt. Von dort wurden die Objekte dem "critical-point" Verfahren unterzogen, auf Probenhalter montiert und mit Gold bedampft.

Zusätzlich zu den Dünnschnitten lagen Ultradünnschnitte der Gonade und der Kieme von *I. nautili* und der Kiemen von *P. variabilis* und *A. hessleri* vor, die mit einem HITACHI HU ST Transmissionselektronenmikroskop (TEM) untersucht wurden.

6.1.3. Radula

Ein Schwerpunkt der morphologischen Datenaufnahme lag auf der Untersuchung der Radulae (untersuchte Vergleichsarten s. Anhang I-3). Je nach Größe des jeweiligen Tieres wurde zur Präparation der Radula das ganze Tier, der Kopfbereich oder nur die Buccalmasse mit Radulasack für einige Stunden bis zwei Tage bei 45°C in 10%igem KOH mazeriert, bis sich das Gewebe vollständig aufgelöst hatte. Anschließend wurden die Radulae mehrfach mit destilliertem Wasser gespült und dann über eine aufsteigende Alkoholreihe in 98%igen Ethanol überführt. Von dort wurden sie unter dem Binokular auf Kupferdrähte, die auf die Probenhalter für das Rasterelektronenmikroskop (REM) geklebt waren, montiert und wenn möglich leicht aufgespreizt, um Rhachis- und Lateralzähne gut erkennen zu können.

6.2. Untersuchte Taxa

Für 15 Überfamilien bzw. Familien (s. Tabelle 6) wurde im Programm MACCLADE eine Datenmatrix erstellt, die 51 Merkmale aus den Bereichen Schale, Weichkörper und Radula umfasst. Da es sich bei den Taxa häufig um sehr große Gruppen mit z.T. mehreren hundert Arten handelt, wurden bei Variabilität eines Merkmals innerhalb eines Taxons nach Möglichkeit die Merkmalszustände ausgewählt, die als ursprünglich für diese Gruppe gelten. Die vier Gattungen der Provannidae wurden einzeln und nicht als Familie betrachtet. Die Familie Campanilidae wurde isoliert von den Cerithioidea aufgeführt, da ihre Position innerhalb dieser Überfamilie unsicher ist und von einigen Autoren eine separate Position befürwortet wird (z.B. HOUBRICK 1988, HASZPRUNAR 1992). Als Vertreter der Calyptraeidea wurden die Trichotropidae herangezogen, da von WARÉN & BOUCHET (1986) und OKUTANI & OHTA (1988) eine mögliche Verwandtschaft dieser Familie mit den Provannidae diskutiert wird. Obwohl die Gattung *Laeviphitus* VAN AARTSEN, BOGI & GIUSTI, 1989 zu den Truncatelloidea gestellt wird, wurde sie zusätzlich zu diesen behandelt, da sie mit zwei Arten auch an Hydrothermen vertreten ist (OKUTANI et al. 1993, WARÉN & BOUCHET 2001). Weichkörper von *Laeviphitus* sind allerdings bislang noch nicht untersucht, so dass diese Merkmale in der Datenmatrix fehlen. Auch die Informationen zu *Desbruyeresia* sind lückenhaft.

6.3. Datenanalyse

Die phylogenetische Analyse der morphologischen Merkmale folgt den Prinzipien der phylogenetischen Systematik (HENNIG 1966) und ihrer Implementierung in das Parsimonieverfahren des Computerprogrammes PAUP*, das hier verwendet wurde.

Es wurde der Suchalgorithmus "heuristic search" benutzt. Um das Problem der lokalen Optima dieses Algorithmus einzugrenzen, wurde das Verfahren "random addition sequence" mit 100 Wiederholungen gewählt. Als "character-state optimization" wurde ACCTRAN gewählt, nachdem in beiden Fällen (ACCTRAN ("accelerated character transformation") und DELTRAN ("delayed character transformation")) die gleichen Ergebnisse errechnet wurden.

Alle Merkmale waren ungeordnet ("unordered") und gleich gewichtet (mit einem Wert von 1). Da bei gleicher Gewichtung Merkmale mit mehr als zwei Merkmalszuständen ("multistate character") höher ins Gewicht fallen als binäre Merkmale, wurde eine zweite Analyse vorgenommen, in der alle Merkmale zu einem Basisgewicht von 100 skaliert wurden. Als Außengruppentaxa wurden in allen Fällen die Cyclophoridae, Ampullariidae und Viviparidae eingesetzt. Aus den resultierenden gleich sparsamsten Bäumen wurde dann jeweils ein strikter Konsensus-Baum und ein Konsensus-Baum nach der 50%-Mehrheitsregel errechnet.

Tabelle 6. In der morphologischen Analyse verwendete Taxa (fettgedruckt) und ihre systematische Position (nach PONDER & WARÉN 1988, *Laeviphitus* nach WARÉN et al. 1989). Alle Taxa gehören zu den Caenogastropoda COX, 1959.

Überfamilie	Familie	Gattung
Cyclophoroidea GRAY, 1847	Cyclophoridae GRAY, 1847	
Ampullarioidea GRAY, 1824	Ampullariidae GRAY, 1824	
	Viviparidae GRAY, 1847	
Loxonematoidea KOKEN, 1889	Abyssochrysidae TOMLIN, 1927	Abyssochrysos TOMLIN, 1927
Cerithioidea FERRUSSAC, 1819		
?	Campanilidae DOUVILLÉ, 1904	
Littorinoidea GRAY, 1840		
Calyptraeoidea LAMARCK, 1809	Trichotropidae GRAY, 1850	
Truncatelloidea GRAY, 1840		
	Elachisinidae PONDER, 1985	Laeviphitus VAN AARTSEN, BOGI & GIUSTI, 1989
Stromboidea RAFINESQUE, 1815		
?	Provannidae WARÉN & PONDER, 1991	Ifremeria BOUCHET & WARÉN, 1991
?		Alviniconcha OKUTANI & OHTA, 1988
?		Provanna DALL, 1918
?		Desbruyeresia WARÉN & BOUCHET, 1993

6.4. Morphologische Merkmale

Im folgenden werden die 51 Merkmale und ihre Einteilung in die jeweiligen Merkmalszustände erläutert. Die zur Analyse verwendete Datenmatrix findet sich in Tabelle 7. Unbekannte Merkmalszustände sind als "?" kodiert.

6.4.1. Schalenmerkmale (1-6)

Da die Teleoconche der Gastropoden in Form und Skulptur ein hohes Maß an Konvergenz und in einigen Taxa auch große Variabilität aufweisen, wurde sich hier auf einige wenige Schalenmerkmale beschränkt. Zusätzlich wurden die Larvalschalen (Protoconche) untersucht, die von größerer Bedeutung für die Phylogenie sind (BANDEL 1988).

Für die **Apertur** oder Mündung des Gehäuses wurden zwei Merkmale aufgenommen. Zum einen die Form, zum anderen das Vorhandensein und die Ausprägung eines Siphonalkanals. Er taucht vermehrt bei den Neogastropoda auf, aber fehlt bei den "Archaeogastropoda", was darauf hindeutet, dass das Vorhandensein eines langen Siphonalkanals als abgeleitet gewertet werden kann.

1. Siphonalkanal: 0: ohne, 1: mit kurzem Siphonalkanal, bzw. mit Kerbe, 2: mit langem Siphonalkanal.

2. Aperturform: 0: rund, 1: oval, 2: lang und schmal

3. Skulptur: 0: glatt höchstens Zuwachsstreifen, 1: Sprialrippen, 2: Axialrippen, 3: cancellat

Der **Protoconch** setzt sich aus Embryonal- und Larvalschale zusammen und wird entsprechend auch als Protoconch I (PI) und Protoconch II (PII) bezeichnet. Er ist in der Regel deutlich von der Adultschale, dem Teleoconch, abgesetzt. Das Vorhandensein von deutlich voneinander abgesetzten PI und PII deutet auf eine planktotrophe Ernährung der Larve hin, wobei PI der Teil ist, der im Ei gebildet wird und PII den Teil widerspiegelt, der nach dem Schlüpfen von der frei im Plankton schwimmenden Veligerlarve gebildet wird und eine andere Skulptur aufweist. In diesem Fall ist der Durchmesser des PI geringer als bei lecitotropher Ernährung, bei der PII fehlt, PI einen größeren Durchmesser hat und der Protoconch insgesamt weniger Windungen zeigt. In einem weiteren Fall wird zwar auch ein Veligerstadium durchlaufen, aber die gesamte Entwicklung findet im Zuge der Brutpflege in der Eikapsel statt. Dort ist keine deutliche Abgrenzung von PI und PII auszumachen. Da bei den Formen mit nicht deutlich abgegrenzten PI und PII oft nicht eindeutig in lecitotroph oder in Entwicklung mit intrakapsulärer Metamorphose unterschieden werden kann, werden für die Analyse nur zwei Zustände (PI deutlich von PII abgesetzt oder nicht) unterschieden. Allgemein wird die planktotrophe Entwicklung bei den Caenogastropoden als ursprünglich angesehen (z.B. HASZPRUNAR 1988), so dass sie für Taxa, in denen beide Formen auftreten (z.B. Truncatelloidea), in der Analyse verwendet wird.

Von *I. nautiliei* liegen weder eigene (s. Datenaufnahme/Schale S. 41) noch Literaturdaten zum Protoconch vor. *A. hessleri*, *Provanna* und *Desbruyeresia* werden in der Datenmatrix als Arten mit PI und PII geführt, auch wenn die Daten z.T. nicht vollständig sind (s. Diskussion).

Die Skulptur der Protoconche wurde ebenfalls aufgenommen. Dies Merkmal bezieht sich beim Fehlen von PII auf PI, in den anderen Fällen aber auf die Skulptur von PII.

4. Protoconch I und II: 0: PI und PII vorhanden und deutlich voneinander abgegrenzt, 1: PI und PII nicht deutlich abgegrenzt

5. Protoconchskulptur: 0: glatt, 1: Spiralrippen, 2: cancellat

Das **Periostracum** bedeckt als organische Schicht die Kalkschale und kann unterschiedlich stark ausgeprägt sein und auch haarähnliche Strukturen ausbilden.

6. Periostracum: 0: dünn, 1: dick, 2: kalkig, 3: haarig

6.4.2. Weichkörpermerkmale (7-37)

6.4.2.1. Kopffuß- und Mantelstrukturen

Beim **Operculum** wurde die Art der Windungen und die Position des Nucleus bei adulten Tieren aufgenommen. Der Zustand "Fortbewegung" bei "Operculumstyp" bezieht sich auf die Strombidae, bei denen das Operculum spitz zuläuft, über den Fuß hinausragt und bei der für diese Gruppe typischen Fortbewegung und z.T. sogar als Waffe ("Fechterschnecken") eingesetzt wird und somit neben dem Verschließen des Gehäuses eine Zusatzfunktion erhält. Am häufigsten tritt innerhalb der Caenogastropoda das paucispirale Operculum auf, das auch bei allen Provannidae zu finden ist.

Auch das Material, aus dem die Opercula gebildet werden, kann variieren. Am häufigsten ist es hornig, es kann aber auch zu Kalkeinlagerungen kommen. Da kalkige Opercula in vielen Caenogastropodentaxa vereinzelt auftreten, ist dies Merkmal im Rahmen der untersuchten Taxa nicht sinnvoll zu verwenden, da für alle ein horniges Operculum als ursprünglicher Zustand angenommen werden muss.

7. Operculumstyp: 0: paucispiral, 1: multispiral, 2: konzentrisch, 3: Fortbewegung

8. Position den Nucleus: 0: zentral - subzentral, 1: endständig - nicht mehr vorhanden

Die **Schnauzen** der Tiere sind häufig relativ breit und flach, bei einigen ist die Spitze deutlich zweilappig. Nur bei den Ampullariidae sind an der breiten Schnauze lateroventral Tentakel ausgebildet, ein Pseudoproboscis an der Ventralseite der Schnauze tritt bei den Trichotropidae auf. Die letzten beiden Bildungen sind Autapomorphien der jeweiligen Taxa, ebenso wie eine zylindrische Schnauze. Welche der übrigen Ausprägungen aber die ursprüngliche ist, lässt sich nicht feststellen.

9. Schnauze: 0: breit und flach, 1: breit, flach und zweilappig, 2: mit Labialtentakeln, 3: lang, schmal und zweilappig, 4: lang und zylindrisch, 5: mit Pseudoproboscis.

10. Nahrungsrinne. 0: vorhanden, auf Mantelhöhlenboden nach rechts vorne ziehend, 1: fehlend

Mit dem Begriff "**Nackenlappen**" werden hier alle lappenförmigen Bildungen des Fußes bezeichnet, die sich im anterioren Teil seitlich des Kopfes befinden. Es wird nicht nach Funktion unterschieden, da diese z.T. nicht bekannt ist. Unter weiteren Bildungen des **Epipodiums** werden zum einen das Auftreten von Tentakeln (Pro- und/oder Metapodialtentakel) aufgenommen, zum anderen die Ausbildung einer lateralen Furche, wie sie bei den Provannidae zu finden ist (s. Tafel 12b, Tafel 3f).

11. Nackenlappen: 0: fehlend, 1: vorhanden

12. Epipodialtentakel: 0: fehlend, 1: vorhanden

13. laterale Epipodialfurche: 0: fehlend, 1: vorhanden

Das Merkmal "Mantelrandausprägung" bezieht sich auf den gesamten Mantelrand, während "Manteltentakel" vereinzelt auftretende Bildungen beschreibt (z.B. den Manteltentakel bei *Provanna*).

14. Mantelrandausprägung: 0: glatt, 1: mit Papillen, 2: fransige Tentakel, 3: Furche mit Ausbuchtungen

15. Manteltentakel: 0: fehlend, 1: ein rechter Tentakel vorhanden, 2: ein rechter und ein linker Tentakel vorhanden.

6.4.2.2. Kieme

Während innerhalb der "Archaeogastropoda" Taxa sowohl mit rechter und linker als auch mit bipectinater und monopectinater Kieme vorkommen (HASZPRUNAR 1988), besitzen alle Caenogastropoda eine monopectinate, linke Kieme, deren Kiemenblättchen mehr oder weniger dreieckig sind und nicht weiter als bis ca. zur Medianen der Mantelhöhle reichen (Merkmalszustand "Typ Caenogastropoda"). Ausnahmen sind landlebende und sehr kleine Formen, die die Kiemen reduziert haben. Eine weitere Modifikation zeigt sich in Form einer starken Vergrößerung der Kieme durch Verlängerung der einzelnen Kiemenblättchen und auch der Kiemenachse. Letzteres tritt bei *Alviniconcha* und *Ifremeria* auf.

16. Kieme: 0: fehlend, 1: vergrößert, 2: Typ Caenogastropoda

6.4.2.3. Reproduktionsorgane

Gastropoden besitzen eine **Gonade**, die im Normalfall in der Visceralmasse liegt. Die Verlängerung bis in den Mantelhöhlenboden hinein ist nur von *I. nautili* und *A. hessleri* bekannt. Die meisten Caenogastropoden sind getrenntgeschlechtlich, aber es tauchen auch Zwitter (protandrische Hermaphroditen) auf.

17. Lage der Gonaden: 0: in der Visceralmasse, hinter der Mantelhöhle, 1: von der Visceralmasse anterior bis in den Mantelhöhlenboden reichend.

18. Gonaden: 0: gonochoristisch, 1: hermaphrodit

Als ursprünglich innerhalb der Caenogastropoden gelten offene **palliale Gonodukte** (HASZPRUNAR 1988), die sich meist in der rechten Ecke der Mantelhöhle entlang ziehen (s. Tafel 11a). Diesem schließt sich, wenn vorhanden, ein **Penis** an, der aber sehr unterschiedlich gebildet werden kann.

19. Palliale Gonodukte: 0: offen, 1: geschlossen

20. Penis: 0: fehlend, 1: umgebildeter rechter Kopftentakel, 2: Bildung des Mantelrandes (rechts), 3: unterhalb, hinter dem rechten Kopftentakel, 4: Bildung des Fußes (rechts)

Innerhalb der Gastropoden beschränkt sich das Vorkommen eines **Spermiendimorphismus** auf die Prosobranchier und dort auf die Neritimorpha und Caenogastropoda. Dabei wird zwischen den befruchtenden Spermatozoen und den daneben existierenden nichtbefruchtenden Spermatozoen unterschieden. Der erste Typ wird hier in Anlehnung an HEALY & JAMIESON (1981) Euspermatozoa, der zweite Paraspermatozoa genannt. Von anderen Autoren (z.B. KOHNERT & STORCH 1984) werden entsprechend die Begriffe "typische" oder "eupyrene" Spermatozoa und "atypische", "oligopyrene" oder "apyrene" Spermatozoa verwendet.

Die (Ultra-)struktur beider Typen lässt sich zur phylogenetischen Rekonstruktion heranziehen (MELONE et al. 1980, HEALY 1988, 1996). HEALY (1988) hat für die **Euspermatozoa** eine Einteilung vorgenommen, die hauptsächlich auf der Morphologie des Kopfes und des Mittelstücks aufbaut. Typ 1 umfasst die Architaenioglossa und Cerithioidea und ist durch einen kurzen Kern, das Fehlen eines apikalen Bläschens ("apical bleb") und der akzessorischen Membran am Akrosom und einem Mittelstück aus Mitochondrien (vier bei den Cerithioidea und Ampullarioidea, sieben bis acht bei den Cyclophoroidea) mit plattenförmigen Cristae gekennzeichnet. In Typ 2 sind die sechs bis zehn Mitochondrien mit unmodifizierten Cristae schraubig angeordnet, der Kern ist kurz oder langgestreckt und röhrenförmig und das Akrosom besitzt ein apikales Bläschen und eine akzessorische Membran.

Ein Sonderfall findet sich nach HEALY (1992) bei *Alviniconcha*, die Typ 2 Spermien mit einer zusätzlichen Lage aus elektronendichtem Material ("dense sheath" bei HEALY 1992) besitzt, das seitlich an Kern und Mittelstück angelagert ist. Auch *Campanile* nimmt eine Sonderstellung ein (HEALY 1986). Diese Gattung besitzt Spermien mit sieben bis neun Mitochondrien, die wie bei den Cerithioidea langgestreckt und nicht helical angeordnet sind. Daneben befindet sich eine segmentierte elektronendichte Schicht, die aber anders aufgebaut ist als bei *Alviniconcha*. Ein apikales Bläschen fehlt, eine akzessorische Membran ist vorhanden. In die Datenmatrix aufgenommen wurden die Merkmale "Cristae der Mitochondrien", "apikales Bläschen", "akzessorische Membran am Akrosom", "Form der Mitochondrien im Mittelstück", "Anzahl der Mitochondrien im Mittelstück" und "elektronendichte Schicht".

21. elektronendichte Schicht: 0: fehlend, 1: Typ *Campanile*, 2: Typ *Alviniconcha*

22. Cristae der Mitochondrien: 0: plattenförmig, 1: normal

23. apikales Bläschen: 0: fehlend, 1: vorhanden

24. akzessorische Membran am Akrosom: 0: fehlend, 1: vorhanden

25. Form der Mitochondrien im Mittelstück: 0: gerade, 1: helical

26. Anzahl der Mitochondrien im Mittelstück: 0: vier, 1: sechs bis zehn, 2: mehr als zehn

Die nicht befruchtenden **Paraspermatozoa** können von sehr unterschiedlicher Struktur sein und es können mehrere Ausprägungen nebeneinander auftreten (dimorphe Paraspermatozoa). Weit verbreitet sind multiflagellate Formen, in wenigen Fällen können sie ganz fehlen (z.B. Truncatelloidea). Bei *Campanile* wurden dimorphe Paraspermatozoa nachgewiesen (HEALY 1986), da aber beide Formen dem multiflagellaten Typ entsprechen, wurden sie als multiflagellat in die Datenmatrix aufgenommen. Die Provannidae besitzen runde, aflagellate Paraspermatozoa (s. Tafel 11c,d), die Ausbildung ebenfalls aflagellater Formen mit undulierender Membran ist nur von den Strombidae bekannt.

27. Paraspermatozoa: 0: fehlend, 1: mit Kopf und multiflagellat, 2: rund und aflagellat, 3: vermiform, 4: mit undulierender Membran.

Tabelle 7. In der morphologischen Analyse verwendete Datenmatrix. Für Merkmale und Merkmalskodierung s. S. 43-54.

Merkmal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Cyclophoridae	0	0	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0	?	3	?	?	?	1	0	0
Ampullariidae	0	1	0	1	0	1	2	0	2	?	1	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1	0	0
Viviparidae	0	0/1	0	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	?	1	0	0	2	1	0	0/1
Cerithioidea	1	1	1/2/3	0	1	0	0/1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1/2	0	0
Campanilidae	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2	0	0/1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0
Littorinoidea	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0/1	3	0	1	1	1	1	1	2	2	0	0	1	1	0	1	0	0
Trichotropidae	0/1	1	1/3	0/1	0/1	3	2	1	5	?	?	0	0	0	?	2	0	1	0	3	0	1	1	1	1	1	3	2	1	2	1	1	0	0	?	0
Truncatelloidea	0	0/1	0/1/2/3/4	0	0/1	?	0	0	3	1	0	1	0	0	2	2	0	0	1	3	0	1	1	1	1	1	0	2	?	0	1	1	0	2	1	0
<i>Laeviphitus</i>	0	1	0	0	2	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Abyssochrysos</i>	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	?	?	0	?	?	3	?	0	0
Strombidae	2	2	0/4	?	?	0	2/3	1	4	0	?	?	0	2	0	2	0	0	0	4	0	1	1	1	1	1	4	2	1	0	1	1	1	1	?	0/1
<i>Ifremeria</i>	0/1	0	0/4	?	2	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	?	?	1	2	2	2	1	0	?	?	3	0	0	2
<i>Alviniconcha</i>	1	1	0	0	2	3	0	1	1	0	1	0	1	3	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	2	2	2	0	0	?	?	3	0	0	2
<i>Provanna</i>	1	1	0/1/2/3/4	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	2	0	0	?	?	3	0	0	0
<i>Desbruyeresia</i>	1	1	3/4	0	2	?	0	0	1	?	?	?	?	0	0	2	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	3	?	?	?

Merkmal	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
Cyclophoridae	1	1	2	0	3	0	0	1	0	0	1	1	5	0	1
Ampullariidae	1	0/1	0	1	0	0	0	0	0/1	2	1	1	5	5	0
Viviparidae	0	1	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	2	2	0
Cerithioidea	1	1	1	1	1/3	0/1	0	0/1	0	2	1	0	2	2	0
Campanilidae	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	5	5	0
Littorinoidea	0	3	1	1	2	0	2	1	0	1	1	0	1	1	1
Trichotropidae	?	1	1	0/2	3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Truncatelloidea	0	0	0	1	0	1	2	0	0/1	1/2	1	1	4	3	1
<i>Laeviphitus</i>	?	0	0	1/2	0	0	1	0	1	2	0/1	0	2	2	0
<i>Abyssochrysos</i>	?	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0
Strombidae	0	2	1	1	3	0	0	0	0	2	1	1	3	3	0
<i>Ifremeria</i>	?	0	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	2	2	0
<i>Alviniconcha</i>	?	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	2	2	0
<i>Provanna</i>	0	3	2	0	2	0	1	0	1	1/2	0	0	2	2	0
<i>Desbruyeresia</i>	?	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	2	2	0

Zur Datenerhebung verwendete Literatur:

Abyssochrysos: HOUBRICK (1979), BOUCHET (1991), KILLEEN & OLIVER (2000)
Ampullariidae: BROWN & BERTHOLD (1990)
Campanile: HASZPRUNAR (1992), HOUBRICK (1981)
Cerithioidea: SIMONE (2001), HOUBRICK (1988)
Desbruyeresia: WARÉN & BOUCHET (1993)
Laeviphitus: WARÉN & BOUCHET (2001), VAN AARTSEN ET AL. (1989), OKUTANI ET AL. (1993)
Littorinidae: REID (1989)
Niere: ANDREWS (1981)
Operculum: CHECA & JIMENEZ-JIMENEZ (1998)
Osphradium: HASZPRUNAR (1985)
Protoconch: KOWALKE (1998)
Radula: BANDEL (1984)
Rissoidae: PONDER (1984), PONDER (1988)
Spermien: KOHNERT & STORCH (1984), HEALY (1986, 1988, 1989, 1990, 1992, 1996)
Strombidae: LITTLE (1965)
Trichotropidae: RIEDEL (2000), WARÉN ET AL. (1986)
Allgemein: PONDER & LINDBERG (1997), MIZZARO-WIMMER & SALVINI-PLAWEN (2001), FRETTER & GRAHAM (1962), HASZPRUNAR (1988)

6.4.2.4. Nervensystem und Sinnesorgane

Innerhalb der Streptoneura, zu denen auch die Caenogastropoda gehören, wird das **Nervensystem** nach FRETTER & GRAHAM (1962) nach der relativen Lage der Pleuralganglien eingeteilt. Im hypoathroiden Nervensystem, das bei allen "Archaeogastropoda" und den Architaenioglossa mit Ausnahme der Viviparidae auftritt, liegen die Pleuralganglien ventral, in Nähe zu den Pedalganglien. In der epiathroiden Anordnung befinden sich die Pleuralganglien dorsal, nahe der Cerebralganglien. Dies ist mit Ausnahme der Architaenioglossa bei allen Caenogastropoda der Fall. Eine Zwischenstellung nehmen die Viviparidae mit einem sogenannten dystenoiden Nervensystem ein, bei denen die linke Seite hypoathroid und die rechte epiathroid ist. Als weiteres Merkmal des Nervensystems wurde das Auftreten einer Zygoose aufgenommen. Dabei handelt es sich um eine zusätzliche Verbindung zwischen rechtem Pleuralganglion und Suboesophagalganglion bzw. linkem Pleuralganglion und Supraoesophagalganglion.

28. Nervensystem: 0: hypoathroid, 1: dystenoid, 2: epiathroid

29. Zygoneurie: 0: fehlend, 1: rechts, 2: links

Das **Osphradium** befindet sich bei den Caenogastropoden direkt unterhalb der Kiemenachse als langgestreckter Grat oder mono- bzw. bipectinat. Chemorezeptorische Funktion ist für *Viviparus* nachgewiesen und für einige Neogastropoda, für die "Mesogastropoda" gibt es allerdings keine Untersuchungen zur Funktion (Übersicht s. LINDBERG & PONDER 2001).

HASZPRUNAR (1985) hat gezeigt, dass die Osphradialfeinstruktur ein geeignetes Merkmal zur phylogenetischen Rekonstruktion darstellt. In Anlehnung an diesen Autor wird hier als Merkmal für die Analyse neben der Form das Vorhandensein oder Fehlen von charakteristischen Zelltypen (Si1, Si2, Si4 Zellen nach WELSCH & STORCH (1969)) aufgenommen.

30. Osphradium: 0: langer Grat mit lateralen Cilienbändern, 1: Grat mit Cilienfeldern in Taschen, 2: pectinat, 3: fehlend.

31. Si1, Si2-Zellen: 0: fehlend, 1: vorhanden

32. Si4-Zellen: 0: fehlend, 1: vorhanden

Die **Augen** an der Basis der Kopftentakel gelten als ursprünglich. Bei *Alviniconcha* sind zwar juvenil noch Pigmentflecken zu erkennen, bei Adulten fehlen aber auch diese. Der Merkmalszustand "fehlende Augen" bezieht sich hier nur auf die adulten Tiere. Auch die

subcutan gelegenen, unpigmentierten Augen von *Provanna* (WARÉN & PONDER 1991) werden als fehlend kodiert.

33. Augen: 0: an der Basis der Kopftentakel, 1: gestielt, 2: auf kleiner Erhebung an der Tentakelbasis, 3: adult fehlend

6.4.2.5. Verdauungstrakt

Im anterioren Bereich des Verdauungstraktes befindet sich zunächst die Buccalmasse mit Radula, Radulaknorpel und der dazugehörigen Muskulatur. Es schließt sich der vordere Oesophagus an, in den die **Speicheldrüsen** über unterschiedlich lange Gänge münden. Bei den Speicheldrüsen kann die relative Lage zum Nervenring unterschieden werden. Dieser wird von den Cerebral- und Pedalganglien verbindenden Kommissuren und Konnektiven gebildet, die Speicheldrüsen können davor oder dahinter liegen und bei posteriorer Lage durch oder über den Ring ziehen.

Eine weitere Bildung des Oesophagus sind die sogenannten **Oesophagaldrüsen**. Dabei handelt es sich um die drüsigen Wände des mittleren Oesophagus, die meist taschenartig erweitert sind. Sie fehlen bei den Allogastropoda und den Euthyneura, bei den Rhipidoglossa ist die Oberfläche mit typischen Papillen besetzt, bei den Docoglossa und Caenogastropoda sind meist einfache, drüsige Taschen ausgebildet. Für die Analyse wurde das Vorhandensein oder Fehlen dieser Drüsen dokumentiert.

34. Speicheldrüsen: 0: anterior zum Nervenring, 1: posterior zum Nervenring, durch Nervenring ziehend, 2: posterior zum Nervenring, über Nervenring ziehend.

35. Oesophagaldrüsen und -taschen: 0: vorhanden, zwei papillenlose Taschen, 1: fehlend

Die Art der **Ernährungs**biologie der Schnecken ist sehr vielfältig. Da sie mit der Lebensweise korreliert, wird hier nur zwischen 3 Typen unterschieden. Den Taxa, die Endocytosymbionten beherbergen, den Filtrieren und den übrigen, die hier als "Weidegänger" zusammengefasst werden. Damit sind sowohl Detritus- und Substratfresser, als auch Algen- und Diatomeenrasen abweidende Formen gemeint. Carnivore und Aas fressende Schnecken befinden sich nicht unter den untersuchten Taxa.

36. Art der Ernährung: 0: Weidegänger, 1: Filtrierer, 2: Endocytosymbionten

6.4.2.6. Niere

Das Vorhandensein von rechter und linker **Niere** wird für die Gastropoden als ursprünglich angenommen (z.B. HASZPRUNAR 1988) und ist bei einigen "Archaeogastropoden" zu finden. Innerhalb der Caenogastropoda ist ausschließlich die linke Niere erhalten. Die rechte ist in den Genitalgang eingegangen, hat aber nie exkretorische Funktion (ANDREWS 1981). Innerhalb der linken Niere ist bei den meisten Caenogastropoden eine Nierendrüse ("nephridial gland") ausgebildet, die im Dienste der Ionenregulation steht. Das Fehlen oder Vorhandensein dieser Drüse wurde erfasst.

37. Nephridialdrüse: 0: vorhanden, 1: nicht vorhanden

6.4.3. Radulamerkmale (38-52)

Der Merkmalskomplex der **Radula** ist eins der wichtigsten Merkmale für die Klassifikation der höheren Gastropodentaxa, wie z.B. die Namen Rhipidoglossa, Docoglossa, Taenioglossa, Toxoglossa und Ptenoglossa zeigen. Die Verwendung der Radula für die Verwandtschaftsforschung geht zurück auf TROSCHEL (1866-1893) und THIELE (1929). Auch innerhalb einzelner Gruppen lassen sich Radulamerkmale für phylogenetische Aussagen heranziehen (z.B. HICKMAN & MCLEAN 1990).

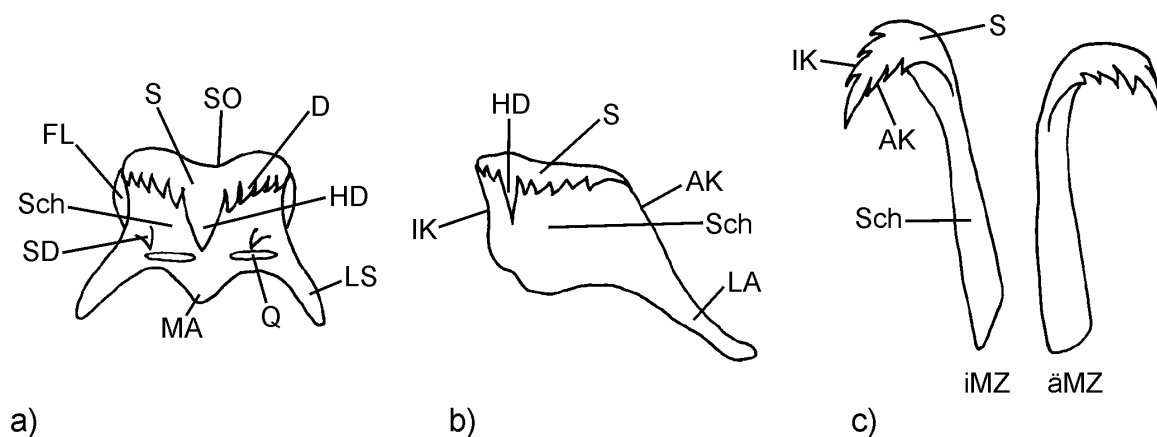


Abb. 14: Terminologie der Radulazahnmerkmale, a) Rhachiszahn, b) Lateralzahn, c) innerer (iMZ) und äußerer (äMZ) Marginalzahn. AK: Außenkante, D: Dentikel, FL: flügelartige Erweiterung, HD: Hauptdentikel, IK: Innenkante, LA: lateraler Ausläufer, LS: laterale Stege, MA: medianer Ausläufer an Schaftbasis, Q: Querstege, S: Schaber, Sch: Schaft, SD: Schaftdentikel, SO: Schaberoberkante.

Die untersuchten Taxa zeigen alle den taenioglossen Typ, d.h. eine Radulaquerreihe besteht immer aus einem Zentral- oder Rhachiszahn (RZ), jederseits einem Lateralzahn (LZ) und jederseits zwei Marginalzähnen (MZ) (s. Tafel 4a). Die Schwierigkeit ergibt sich hier dadurch,

dass bei gleichzeitiger Konstanz des Grundmusters, die Ausprägung der einzelnen Zähne stark variieren kann und das nicht nur zwischen den Familien, sondern auch intrafamiliär. Es wurden daher nur Merkmale aufgenommen, die sich für alle untersuchten Taxa bestimmen und kodieren lassen konnten.

Zur Terminologie der Merkmale für die einzelnen Zähne siehe Abb. 14.

6.4.3.1. Rhachiszahn (RZ)

Neben der Ausprägung des **Rhachiszahns**chabers (mit oder ohne Dentikel) kann besonders in der Ausprägung des Schaftes unterschieden werden. Dieser kann einfach sein, aber auch seitliche Stege ("supporting ridges") verschiedener Ausprägung, sowie z.B. bei den Trucatelloidea Dentikel am Schaft zeigen (s. Tafel 9c,d). An der basalen Kante können median mehr oder weniger zungenförmige Ausläufer auftreten (s. Tafel 4e, 7b).

38. RZ Schaftform: 0: trapezoid, 1: parallele Kanten, 2: umgekehrt trapezoid, 3: an der Basis verbreitert

39. RZ Schaftbreite: 0: breiter als hoch, 1: quadratisch, 2: höher als breit

40. RZ Schaber: 0: ohne Dentikel, 1: Hauptdentikel größer, 2: alle Dentikel gleichförmig

41. Stege und Verstärkungen am RZ Schaft: 0: schmale, gerade Stege, lateral über den Schaft hinausreichend, 1: Querstege, nicht über die Lateralkanten des Schafts hinausragend, 2: nach unten gebogene, kräftige Stege, 3: nicht vorhanden

42. RZ Schaftdentikel: 0: fehlend, 1: vorhanden

43. Medianer Ausläufer an RZ Schaftbasis: 0: nicht vorhanden, 1: vorhanden, schmal und relativ lang, 2: vorhanden, breit und relativ flach

44. flügelartige Erweiterung an RZ Schaft: 0: fehlend, 1: vorhanden

45. RZ Schaberoberkante: 0: gerade bis leicht konvex, 1: eingebuchtet.

6.4.3.2. Lateralzahn (LZ)

Der **Lateralzahn** ist in den einzelnen Gruppen sehr unterschiedlich und z.T. komplex (z.B. Littorinoidea, Tafel 10d) gebaut. Da sich die einzelnen Substrukturen aber bei den untersuchten Taxa (Überfamilien) nicht gut homologisieren lassen und somit eine sinnvolle Aufteilung in einzelne Merkmale nicht möglich ist, wurde sich hier auf die Aufnahme nur eines Merkmals (Schaberdentikel) beschränkt.

46. LZ Dentikel: 0: ohne, 1: außen und innen vom Hauptdentikel gleich viele, 2: außen mehr

6.4.3.3. Marginalzähne (MZ)

Die beiden **Marginalzähne** können mehr oder weniger identisch ausgeprägt sein, sich aber auch unterscheiden. Grob kann in die hakenförmigen, dentikellosen (s. Tafel 10c,e) und die breiten löffelförmigen mit Schaber mit vielen Dentikeln (s. Tafel 4a,b) unterschieden werden. In fast allen Fällen sind die Marginalzähne etwas weniger komplex gebaut als die Lateral- und Rhachiszähne.

47. MZ Schaft: 0: breit, 1: schmal

48. MZ Schaber: 0: breit, 1: schmal

49. innerer MZ, Dentikel: 0: glatt, 1: wenige Dentikel, 2: viele Dentikel, 3: Dentikel an Innenkante, 4: Dentikel an Außenkante, 5: ein Dentikel innen, sonst hakenförmig

50. äußerer MZ, Dentikel: 0: glatt, 1: wenige Dentikel, 2: viele Dentikel, 3: Dentikel an Innenkante, 4: Dentikel an Außenkante, 5: ein Dentikel innen, sonst hakenförmig

51. innerer und äußerer MZ: 0: gleich, 1: verschieden

7. ERGEBNISSE DER MORPHOLOGISCHEN ANALYSE

7.1. Analyse mit gleich gewichteten Merkmalen

Die Analyse ergab bei Gleichgewichtung aller Merkmale 33 gleich sparsame Bäume mit einer Länge von 153 (CI= 0,6275, RI= 0,5870, RC= 0,3683). Der strikte Konsensus-Baum dieser Bäume ist in Abb. 15 dargestellt, die Liste der Apomorphien und Merkmalswechsel ist im Anhang III-1 zu finden.

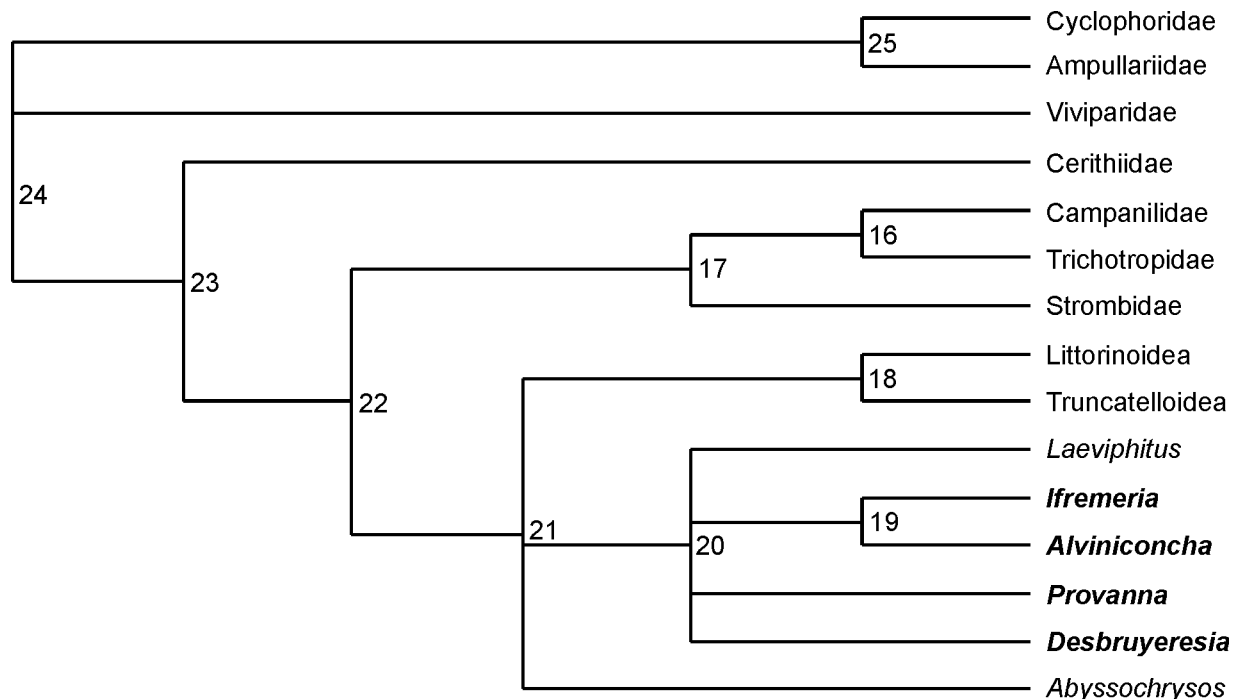


Abb. 15: Strikter Konsensus Baum aus 33 sparsamsten Bäumen (Länge: 153) mit gleicher Merkmalsgewichtung. Die Ziffern an den Knoten entsprechen den Angaben der Apomorphien- und Merkmalswechselliste in Anhang III-1. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

Die neotaenioglosse Innengruppe ist gegenüber den architaenioglossen Außengruppentaxa eindeutig monophyletisch. Für die Basis der Innengruppe lässt sich folgende Merkmalskombination ableiten: Die Schale besitzt eine ovale Apertur mit kurzer Siphonalrinne, Protoconch I und II sind vorhanden, das Operculum ist paucispiral mit zentralem Nucleus. Die Schnauze ist breit und flach, an der Tentakelbasis befinden sich Augen, es sind weder Epipodialtentakel noch eine laterale Epipodalfurche ausgebildet, der Mantelrand ist glatt, Manteltentakel fehlen. Die Kieme ist monopectinat mit dreieckigen Kiemenblättchen (Typ Caenogastropoda), die Tiere sind getrenntgeschlechtlich und haben offene palliale Gonodukte und keinen Penis. Die Euspermatozoa besitzen helicale Mitochondrien und keine zusätzliche elektronendichte Schicht. Die übrigen Euspermatozoenmerkmale sind davon abhängig, ob die

Merkmale der Cerithioidea und einiger Architaenioglossa als ursprünglich oder Synapomorphie dieser Taxa angesehen werden (s. Diskussion). Für die Innengruppe ohne Cerithioidea gilt, dass sechs bis zehn Mitochondrien ohne plattenförmige Cristae vorhanden sind und am Akrosom sowohl ein apikales Bläschen als auch eine akzessorische Membran zu finden sind. Paraspermatozoa sind vorhanden und multiflagellat. Das Nervensystem ist epiathroid, das Osphradium ein langer Grat mit lateralen Cilienbändern und mit Si1, Si2 und Si4 Zellen. Oesophagal- und Nephridialdrüsen sind vorhanden, ebenso posterior zum Nervenring liegende Speicheldrüsen, die durch den Nervenring ziehen. Die Radula hat einen relativ einfach gebauten Rhachiszahn (ohne Ausläufer, Schaftdentikel und laterale Stege) mit Dentikeln am Schaber, der Lateralzahn ist asymmetrisch und innerer und äußerer Marginalzahn sind gleich.

Innerhalb der Innengruppe bilden die Cerithioidea die basale Gruppe. Etwas ungewöhnlich ist die Vereinigung von Campanilidae, Trichotropidae und Strombidae in einem Monophylum. Es wird durch das Fehlen des PII (Merkmal allerdings unbekannt für die Strombidae und variabel bei den Trichotropidae), ein konzentrisches Operculum (bei *Campanile* wieder paucispiral), einen endständigen Nucleus (ebenfalls wieder Wechsel zu zentral bei *Campanile*), rechtsseitige Zygoneurie und schmale Marginalzahnschaber begründet.

Die Provannidae bilden zusammen mit *Laeviphitus* ein Monophylum, das durch die cancellate Protoconchskulptur, die laterale Furche im Epipodium, anterior zum Nervenring gelegene Speicheldrüsen, ein dickes Periostracum und einen Rhachiszahn mit schmalen, medianen Ausläufern an der Basis und eingebuchteter Schaberoberkante, sowie Marginalzahnschabern mit vielen Dentikeln gestützt wird. Es muss hier berücksichtigt werden, dass von *Laeviphitus* keine Weichkörper bekannt sind. Innerhalb der sonst in dieser Analyse nicht aufgelösten Provannidae stehen *Alviniconcha* und *Ifremeria* in einem Schwestergruppenverhältnis den übrigen Gattungen gegenüber.

Die Beziehung der Provannidae zu dem nächst verwandten Taxon ist leider unaufgelöst. Es kommt entweder *Abyssochrysos* oder der Zweig, der zu den [Littorinoidea, Truncatelloidea] führt, in Frage. Grund für diese Polytomie ist allein die variable Position von *Abyssochrysos*. Diese Gattung steht in drei der 33 Bäume an der Basis des Taxons [[Littorinoidea, Truncatelloidea] Provannidae] (Synapomorphien: runde, aflagellate Paraspermatozoa, wenig Marginalzahndentikel, breite, trapezoide Rhachiszähne mit lateralen Stegen) und in jeweils 15 Bäumen an der Basis der [Littorinoidea, Truncatelloidea] (Synapomorphien: Epipodialtentakel, wenige Marginalzahndentikel) bzw. der Provannidae (Synapomorphien: fehlende Augen, anteriore Speicheldrüsen (Lage bei *Abyssochrysos* unbekannt), Marginalzahnschaft breit). Ein Schwestergruppenverhältnis der [Truncatelloidea, Littorinoidea] mit den Provannidae wird durch das Auftreten von PI und PII, einen papillenlosen Mantelrand und breite, flache mediane Ausläufer am Rhachiszahnschaft begründet. Schließt man *Abyssochrysos* aus der Analyse aus, ändert dies die übrige Topologie nicht.

7.2. Analyse mit skaliertem Merkmalsgewichtung

Die gleiche Analyse mit skaliertem Merkmalsgewichtung ergibt eine etwas andere Topologie. In Abb. 16 und 17 sind der strikte und der 50%-Mehrheitsregel Konsensus-Baum dargestellt, die sich jeweils aus 18 gleich sparsamen Bäumen errechnen (Länge: 8350, CI= 0,5931, RI= 0,6098, RC= 0,3616). Insgesamt finden 155 Merkmalswechsel statt, also ein Wechsel mehr als in der Analyse mit gleicher Gewichtung der Merkmale. Eine unterschiedliche Anzahl von Merkmalswechseln tritt dabei aber nur bei einigen Merkmalen auf. Mehr Wechsel finden bei den Merkmalen 3. Schalenskulptur, 29. Zygoneurie, 30. Osphradium, 34. Speicheldrüsen, 38. Rhachiszahnschaftform, 40. Rhachiszahndentikel und 48. Marginalzahnschaber auf, weniger bei den Merkmalen 7. Operculumstyp, 8. Position des Nucleus, 23. apikales Bläschen, 25. Form der Mitochondrien und 50. Dentikel des äußeren Marginalzahns.

An der Basis der Innengruppe zweigen wiederum die Cerithioidea ab, anders als im ersten Baum nehmen die Campanilidae hier auch eine basale Position ein, die hauptsächlich durch die Spermiestruktur begründet wird. Wie im vorigen Baum finden sich hier die Monophyla [Littorinoidea, Truncatelloidea], [Trichotropidae, Strombidae] und Provannidae (mit *Laeviphitus*). Die Beziehungen zwischen diesen Taxa und *Abyssochrysos* sind im strikten Konsensus-Baum nicht aufgelöst. Im 50%-Mehrheitsregel Baum bildet *Abyssochrysos* die Schwestergruppe der Provannidae (Abb. 17), die allerdings nur durch drei Synapomorphien begründet ist. Die schlechte Auflösung wird in dieser Analyse auch wieder durch die unsichere Position der Gattung *Abyssochrysos* hervorgerufen. Schließt man dieses Taxon aus der Analyse aus, sind die [Littorinoidea, Truncatelloidea] die Schwestergruppe der Provannidae (s. Abb. 18).

7.3. Zusammenfassung der Ergebnisse der morphologischen Analyse

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass als Schwestergruppe der Provannidae entweder *Abyssochrysos* in Frage kommt oder das Taxon [Littorinoidea, Truncatelloidea]. Die Cerithioidea, Architaenioglossa, Strombidae und Trichotropidae können ausgeschlossen werden. Die bisherige systematische Stellung von *Laeviphitus* innerhalb der Truncatelloidea konnte nicht bestätigt werden, vielmehr deuten die Radula- und Protoconchmerkmale auf eine Position innerhalb der Provannidae hin. Die Stellung der Campanilidae außerhalb der Cerithioidea scheint gerechtfertigt, ebenso wie die Behandlung von *Abyssochrysos* als nicht cerithioides Taxon. Innerhalb der Außengruppe bleibt ungelöst, ob die Ampullariidae die Schwestergruppe der Cyclophoridae oder Viviparidae sind.

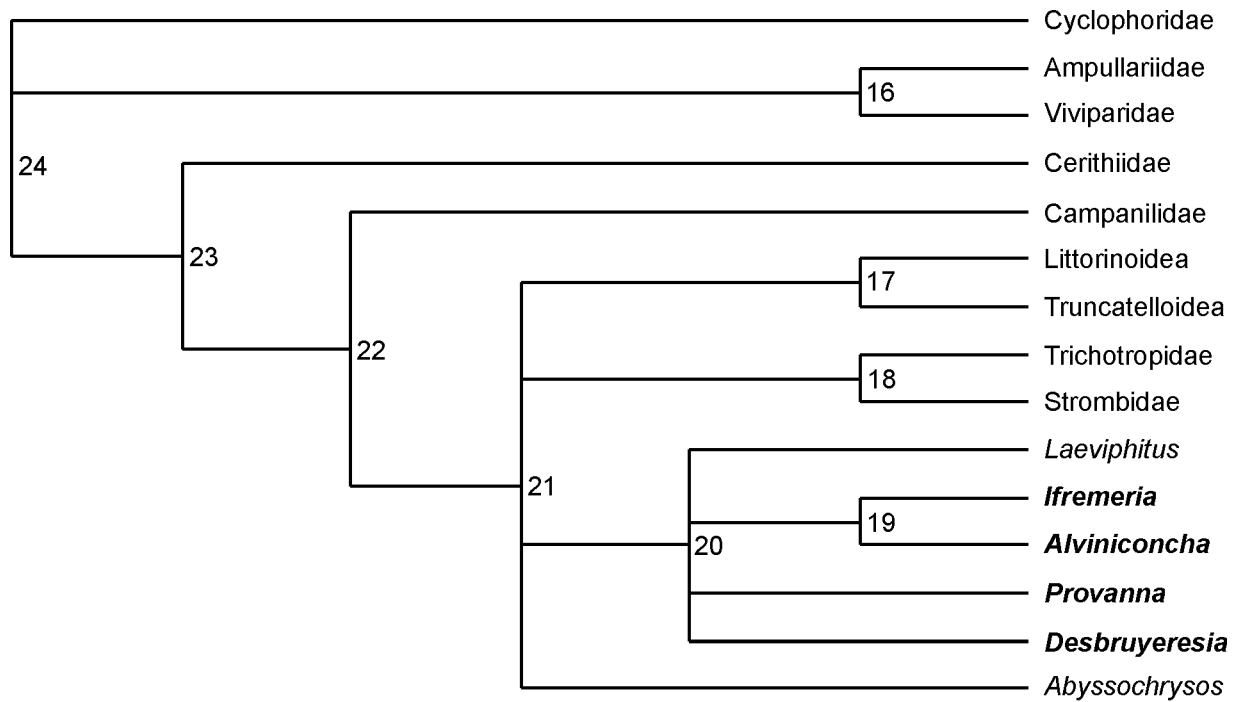


Abb. 16: Strikter Konsensus Baum aus 18 sparsamsten Bäumen (Länge: 8350) mit skaliertem Merkmalsgewichtung (Basisgewicht: 100). Die Ziffern an den Knoten entsprechen den Angaben der Apomorphien- und Merkmalswechselliste in Anhang III-2. Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

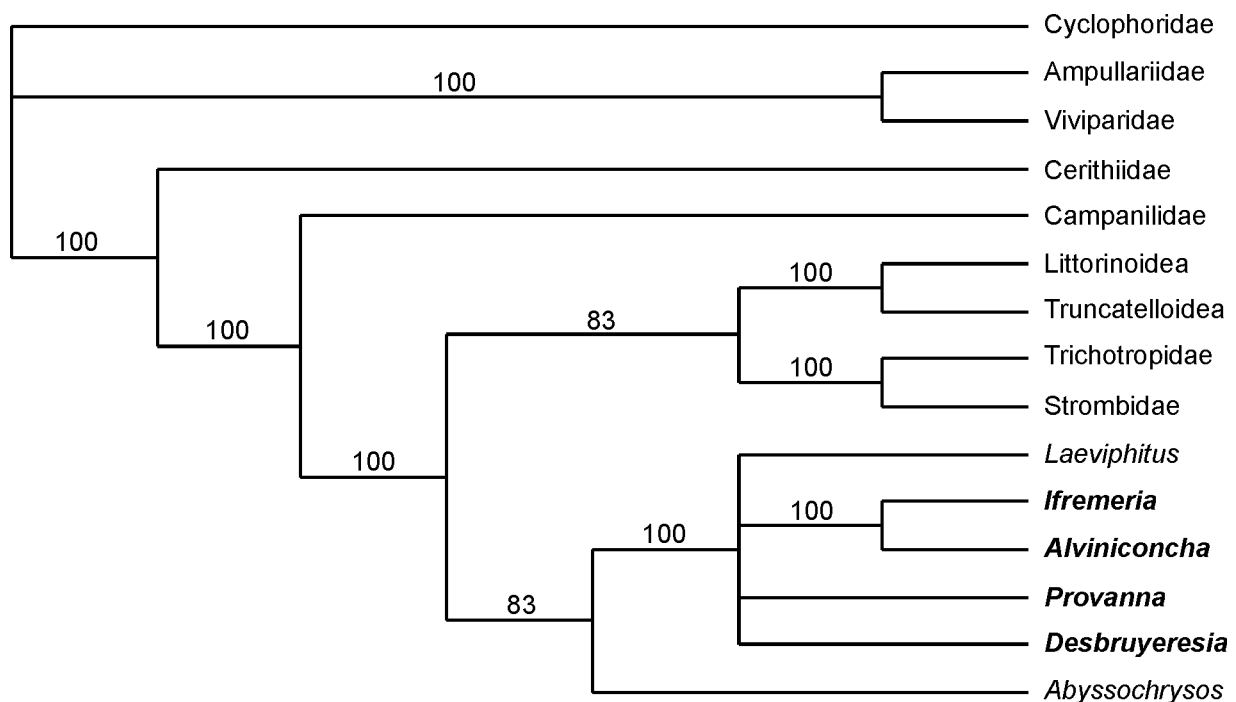


Abb. 17: 50% Mehrheitsregel Konsensus Baum (Werte oberhalb der Äste) aus 18 sparsamsten Bäumen (Länge: 8350) mit skaliertem Merkmalsgewichtung (Basisgewicht: 100). Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

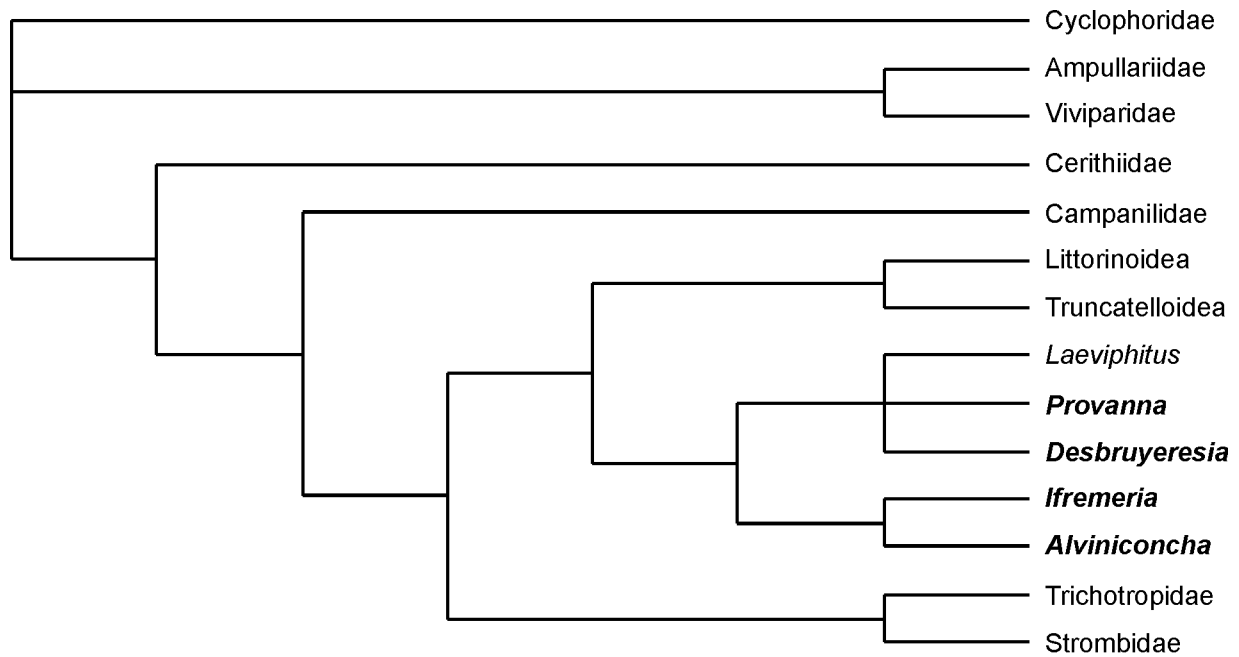


Abb. 18: Strikter Konsensus Baum der Analyse ohne *Abyssochrysos* aus 3 sparsamsten Bäumen (Länge: 7984) mit skaliertem Merkmalsgewicht (Basisgewicht: 100). Vertreter der Provannidae sind fettgedruckt.

8. PHYLOGENETISCHE BEZIEHUNGEN INNERHALB DER PROVANNIDAE

Die im Zuge der morphologischen Analyse gewonnenen Daten für die Provannidae können außerdem für erste Hypothesen der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Familie herangezogen werden. Dabei finden besonders die für alle Arten vollständig vorliegenden Radulamerkmale Berücksichtigung, deren Variation aus methodischen Gründen nicht in die Analyse der Überfamilien einfließen konnte. Im Folgenden werden für die vier hier behandelten Gattungen zunächst die eigenen Befunde dargestellt. Sie werden zum einen zur Überprüfung der Familienmerkmale herangezogen, da sich die Familienbeschreibung von WARÉN & PONDER (1991) nur auf Vertreter der Gattung *Provanna* bezieht, und zum anderen zur Errichtung zweier Verwandtschaftshypothesen innerhalb der Familie.

8.1. Beschreibung der Gattungen

8.1.1. *Ifremeria*

(s. Tafel 3, 4)

Die Schalen sind rechtsgewunden, mehr oder wenig kugelig und erreichen eine Höhe von 60-95mm (s. Tafel 3a). Meist sind nur 1,5 bis 2,5 Windungen erhalten, der Apex ist stark korrodiert, so dass die Kalkschichten des Ostracums frei liegen (s. Tafel 3b). Bei adulten Tieren sind die Schalen von einem dicken, schwarzen Periostracum überzogen, bei den Juvenilen ist es bräunlich. Auch die Skulptur ist bei Juvenilen und Adulten unterschiedlich. Juvenile besitzen eine spiralig, knotige Skulptur (s. Tafel 3c,d), adulte Windungen sind bis auf Zuwachsstreifen glatt mit einem schuppigen Grat nahe der Suture und zwei bis vier solchen Graten, die den Umbilicus spiralig umgeben. Letzterer fehlt bei Juvenilen. Die Apertur ist bei Adulten nahezu kreisrund und besitzt entsprechend den Graten auf der Schale kleine Kerben (s. Tafel 3a,d). Das ursprünglich paucispirale Operculum ist am Rand auffällig ausgefranst und der endständige Nucleus ist nur bei Juvenilen erhalten. Auf der Schale sind häufig Epizoen (z.B. *Olgasolaris*, *Symmetromphalus*) und Eikapseln zu finden. Larvalschalen konnten nicht untersucht werden und sind auch aus der Literatur nicht bekannt.

Die Tiere besitzen einen gut entwickelten, muskulösen Fuß mit einer lateralen Furche und ebenfalls lateral gelegenen warzenartigen Fortsätzen mit einer hornigen Substanz an der Spitze (s. Tafel 3f). Die Schnauze ist breit und flach, die beiden Kopftentakel sind augenlos, der Mantelrand ist glatt und relativ dick. Lateral des rechten Kopftentakels befindet sich ein kleiner dreieckiger Nackenlappen. Von diesem aus zieht sich nach posterior am Mantelhöhlenboden eine Rinne (s. Tafel 11f).

Die Mantelhöhle ist auffällig tief (ca. 1,1 Windungen) und wird komplett von der hypertrophierten Kieme eingenommen, die dem Grundtyp der Caenogastropoden entspricht, aber

wesentlich längere Kiemenlamellen und eine längere Kiemenachse besitzt. Außerdem konnte nachgewiesen werden, dass sie endocytosymbiontische schwefel- und methanoxidierende Bakterien beherbergt (GALCHENKO et al. 1993, WINDOFFER & GIERE 1997, BECK & SOBJINSKI 1999, BECK ET AL. 2000). Unterhalb der Kiemenachse liegt das langgestreckte Osphradium in einer tiefen Rinne, rechts davon befindet sich im anterioren Teil noch ein zusätzliches Septum, welches sich in einer dünnen Hautfalte parallel zum Mantelrand fortsetzt. Bei einigen Exemplaren konnte noch ein kleiner Grat hinter dem linken Tentakel festgestellt werden, der an das Septum anschließt.

Auf der rechten Seite der Mantelhöhle befindet sich nahe dem Mantelhöhlenboden der offene Gonodukt (s. Tafel 11f), etwas darüber das Rectum. Ein Penis ist nicht vorhanden.

Der Verdauungstrakt ist komplett, hat aber einen für die Größe der Tiere relativ kleinen Magen, dessen Inhalt hauptsächlich aus Schleim und wenigen mineralischen Partikeln besteht. Der Magen reicht fast bis an das apikale Ende der Visceralmasse und ist von der Mitteldarmdrüse umgeben. Auffällig ist die Gonade, die posterior knapp $\frac{1}{4}$ Windung hinter dem distalen Ende der Mantelhöhle beginnt, wo sie von der Mitteldarmdrüse umgeben ist. Das anteriore Ende befindet sich ca. $\frac{1}{2}$ Windung von vorne und liegt dorsal des Columellarmuskels unter dem Mantelhöhlenboden. Bei allen untersuchten Tieren handelte es sich um Männchen, die Befunde von WARÉN & BOUCHET (1993) zu Weibchen konnten daher nicht bestätigt werden. In den Gonaden der Männchen konnten Eu- und Paraspermatozoa nachgewiesen werden. Die Paraspermatozoa sind rund und aflagellat (s. Tafel 11d), die Euspermatozoa konnten auf Grund der ungünstigen Fixierung nicht detailliert untersucht werden. Sie ähneln denen von *Alviniconcha* (Darstellung in HEALY 1992) und scheinen ebenfalls ein Mittelstück aus mehr als zehn Mitochondrien zu besitzen (Tafel 12a).

Die Radula (Tafel 3e, 4) ist taeniogloss und relativ kurz für ein Tier dieser Größe. Der Rhachiszahn ist breit, die Basis zeigt einen breiten medianen Ausläufer und es sind schmale laterale Stege am Schaft zu erkennen. Die Oberkante des Schabers ist leicht eingebuchtet, jederseits eines etwas größeren, mittleren Hauptdentikels befinden sich vier bis fünf kleinere Dentikel. Der Lateralzahn ist an der Außenkante lang ausgezogen (s. Tafel 4c), der Schaber hat an der Innenseite drei bis vier Dentikel, es folgt ein vergrößerter Hauptdentikel und nach außen schließen sich fünf bis sieben weitere Dentikel an. Unterhalb des Hauptdentikels ist der Schaft mit einem vertikalen Grat verstärkt. Die beiden breiten Marginalzähne sind gleich gebaut (s. Tafel 4a,b). Sie sind länger als Rhachis- und Lateralzahn, der Schaber ist breit, mit fast gerader Kante und mit 15 bis 17 gleichförmigen Dentikeln besetzt. Am inneren Marginalzahn befinden sich anschließend an diese Dentikel noch vier bis fünf kleinere Dentikel an der Außenkante. Der äußere Marginalzahn hat etwas mehr Dentikel (20 bis 22) und es fehlt die feine Zähnelung an der Außenkante.

Für weitere Beschreibungen der Art siehe BECK (1991), BOUCHET & WARÉN (1991) und WARÉN & BOUCHET (1993).

8.1.2. *Alviniconcha*

(s. Tafel 5)

Alviniconcha hat ebenfalls kugelige, sehr große Schalen (50 bis 85mm Schalenhöhe), deren Apex korrodiert ist und häufig metallische Krusten zeigt. Die Kalkschicht der glatten Schale ist wesentlich dünner als bei *Ifremeria*. Das gelbliche Periostracum bildet dünne, lange Haare aus, es fehlt aber teilweise in älteren Schalenteilen (s. Tafel 5c). Die Apertur ist oval mit einer gleichmäßig gerundeten Außenlippe und einer s-förmig geschwungenen, mit der letzten Windung verwachsenen Innenlippe. Ein Umbilicus ist nicht ausgebildet. Die Larvialschale ist cancellat und besteht aus mindestens zwei Windungen. Die apikale Spitze ist leider unbekannt (s. Tafel 5a,d,e). Das Operculum ähnelt dem von *Ifremeria*.

Der Weichkörper der Tiere ist in lebenden Zustand leicht rosa, der Fuß muskulös und zeigt eine laterale Furche, aber keine warzenähnlichen Strukturen. Die beiden Kopftentakel sind augenlos. Neben dem rechten Kopftentakel befindet sich ein dreieckiger Nackenlappen. Auch zieht sich von dort nach hinten auf dem Mantelhöhlenboden eine Rinne, die bei einigen Tieren zwei parallel verlaufende Furchen zeigt. Mantelhöhlen- und Kiemenausmaße sind mit denen von *Ifremeria* vergleichbar. Es sind ebenfalls Endocytosymbionten in der Kieme nachgewiesen (ENDOW & OHTA 1989, BECK et al. 2000). Das Osphradium ist an vergleichbarer Stelle zu finden, der Gonodukt ist offen. Die Gonade hat ähnlich ungewöhnliche Ausmaße wie in *Ifremeria*, nur ist der anteriore Teil etwas mehr nach links versetzt und nicht median. Auch hier konnten wiederum nur Männchen gefunden werden. Sie besitzen runde, aflagellate Paraspermatozoa und für neotaenioglosse typische Euspermatozoa mit einer zusätzlichen elektronendichten Lage seitlich von Nucleus und Mittelstück. Letzteres besteht aus zehn bis elf Mitochondrien und nicht aus sechs bis zehn wie bei den übrigen "Neotaenioglossa" (HEALY 1992).

Die Radula unterscheidet sich von der von *Ifremeria* durch die wesentlich größeren, längeren und spitz zulaufenden Hauptdentikel an Rhachis- und Lateralzahn (s. Tafel 5f,g). Am Rhachiszahn sind die lateralen Stege kräftiger ausgebildet und etwas länger. Der Schaber hat jederseits des Hauptdentikels fünf bis sieben Dentikel. Der Lateralzahnschaber hat an der Innenkante drei bis vier kleine Dentikel und vier bis fünf auf der Außenseite. Die Marginalzähne haben mehr Dentikel (26 bis 30) als die von *Ifremeria* (15 bis 22) und auch am äußeren Marginalzahn zieht sich die feine Zähnelung etwas an der Außenkante nach unten.

Weitere morphologische Daten bieten WARÉN & BOUCHET (1993) und OKUTANI & OHTA (1988).

8.1.3. *Provanna*

(s. Tafel 1,2,7,8)

Vertreter der Gattung *Provanna* sind im Gegensatz zu den beiden vorigen Gattungen nur 6 bis 15mm hoch. Die Schalen sind konisch, mit konvexen Windungen und relativ großer, ovaler Apertur mit sehr kurzer, anteriorer Siphonalkerbe. Der Apex ist in der Regel korrodiert. Die Skulptur ist spiral und/oder axial, kann gegittert oder auch ganz glatt sein (s. Tafel 1,2). An der Basis der letzten Windung befinden sich nur Spiralrippen (außer bei Arten mit glatter Schale).

Der Protoconch besteht nur aus zwei Windungen und hat eine leicht granuläre Embryonalschale (PI) und eine cancellate Larvalschale (PII), bei der die Axialrippen aber wesentlich stärker ausgeprägt sind (s. Tafel 8e,f). Es konnte nur ein Protoconch von *P. variabilis* untersucht werden, der leider nicht vollständig präpariert und abgebildet werden konnte. Auch in der Literatur gibt es nur noch zwei weitere Abbildungen (*P. segonzaci* cf. und *P. spec.*), die aber den eigenen Befunden entsprechen (WARÉN & PONDER 1991, WARÉN & BOUCHET 1993).

Das Periostracum ist glatt und dick, das Operculum hornig und paucispiral mit subzentralem Nucleus. An der Basis der beiden Kopftentakel liegen subcutan unpigmentierte Augen (WARÉN & PONDER 1991), der Mantelrand ist glatt und hat in der rechten Ecke einen kleinen Pallialtentakel ausgebildet. Dieser ist in den Mantelrand eingesenkt, überragt diesen aber nicht und hat eine geringelte, cilienfreie Oberfläche (s. Figs. 3B-C in: WARÉN & PONDER 1991). Der Fuß hat eine laterale Furche (s. Tafel 12b). Das Osphradium liegt als langer Grat mit lateralen Cilienbändern unterhalb der gut ausgebildeten, aber nicht hypertrophierten Kieme (s. Tafel 11a,b, 12c). Für *P. variabilis* konnten zum ersten Mal für diese Gattung Bakterienansammlungen in taschenartigen Einsenkungen zwischen den Zellen der Kiemenfilamente nachgewiesen werden (s. Tafel 12d,e). Die Gonodukte sind offen (s. Tafel 11a), die Geschlechter getrennt. Paraspermatozoa gleichen denen von *Alviniconcha* und *Ifremeria* (s. Tafel 11c), die Euspermatozoa sind typisch für "Neotaenioglossa" (s. HEALY 1990). Im Inhalt des Rectums lassen sich Strukturen erkennen, die als Gehäuse von Diatomeen interpretiert werden und auf eine mikrophage Ernährung hindeuten (s. Tafel 11e).

Die Radula ist schmal und lang, der Rhachiszahn hat bei allen Arten einen dentikelfreien Schaber, der meist an der Oberkante eingebuchtet ist, der Rhachiszahnschaft ist in der oberen Hälfte schmal und verbreitert sich nach unten hin durch nach unten gebogenen lateralen Stege. Die Schaftbasis besitzt in der Regel einen schmalen medianen Ausläufer (s. Tafel 7b). Bei einigen Arten (*P. macleani*, *P. pacifica*, *P. admetoides*) ist der Rhachiszahn stark reduziert (s. Tafel 8a-d), bei *P. buccinoides* und *P. nassariaeformis* ist er breiter und flacher und die Stege am Schaft ähneln denen von *Alviniconcha* und *Ifremeria* (s. Tafel 7e,f).

Tabelle 8. Radulamerkmale der verschiedenen *Provanna*-Arten. Für die Definition von "typisch" s. *P. glabra* bzw. Erklärung im Text.

Merkmal	Rhachiszahn		Lateralzahn		Marginalzähne		
	Form	Laterale Stege und medianer Ausläufer	Dentikelformel (außen, Hauptdentikel, innen)	Einbuchtung an Innenkante für Rhachiszahn	Verstärkung an Schaft	Anzahl der Dentikel	Zähnelung an der Außenkante
Art							
<i>P. nassariaeformis</i>	breit, Einbuchtung an Schaberoberkante schwach - fehlend	Stege schmal, medianer Ausläufer breit	2-3,1,2 Dentikel rundlich	fehlend, Innenkante gerade	vorhanden	15-20	? (nicht erkennbar)
<i>P. glabra</i>	typisch (= Schaberoberkante eingebuchtet, Schaber dentikelfrei, Schaft oben schmal, nach unten verbreitert)	typisch (= kräftige, seitliche, nach unten gebogene Stege und schmaler langer medianer Ausläufer an der Schaftbasis)	3,1,1 Hauptdentikel breit, evtl. mehrspitzig	vorhanden		8-12	vorhanden an beiden
<i>P. lomana</i>	typisch	typisch	bis 3,1,1	vorhanden		Ca. 15	vorhanden an beiden
<i>P. pacifica</i>	reduziert	fehlend	1,1,1 Dentikel breit und abgerundet	fehlend, aber Innenkante geschwungen	vorhanden	5-7am Inneren, 10 am Äußeren Schaft schmal, zum Schaber hin breiter werdend	vorhanden am Äußeren
<i>P. ios</i>	typisch	typisch	2-3,1,1	vorhanden	vorhanden	12-15	vorhanden an beiden
<i>P. muricata</i>	typisch	typisch	3,1,1 äußere Dentikel undeutlich	vorhanden	vorhanden	10-15	vorhanden an beiden
<i>P. goniata</i>	typisch	typisch	2-3,1,1	vorhanden	vorhanden	Ca.15	vorhanden an beiden

Fortsetzung Tabelle 8. Radulamerkmale der verschiedenen *Provanna*-Arten.

Merkmal	Rhachiszahn		Lateralzahn			Marginalzähne	
	Form	Laterale Stege und medianer Ausläufer	Dentikelformel (außen, Hauptdentikel, innen)	Einbuchtung an Innenkante für Rhachiszahn	Verstärkung an Schaft	Anzahl der Dentikel	Zählung an der Außenkante
Art							
<i>P. variabilis</i>	typisch	typisch	1-3,1,1 Innerer fast so groß wie Hauptdentikel, dieser z.T. viereckiger Spitze	vorhanden	vorhanden	10-12	vorhanden an beiden
<i>P. segonzaci</i>	typisch	typisch	4-5,1,1	vorhanden	vorhanden	15-20	vorhanden an beiden
<i>P. laevis</i>	typisch (etwas breiter)	typisch	3-4,1,1	vorhanden	vorhanden	15-20	vorhanden an beiden
<i>P. sculpta</i>	typisch	typisch	2-3,1,1	vorhanden	vorhanden	12-15	vorhanden an beiden
<i>P. admetoides</i>	reduziert	nur reduzierte, kurze laterale Stege, kein medianer Ausläufer	1,1,1	fehlend, aber Innenkante geschwungen	vorhanden	innerer ca. 10, äußerer ca. 20	vorhanden am Äußeren
<i>P. buccinoides</i>	breit	laterale Stege schmal und gerade, medianer Ausläufer breit	2,1,2 Dentikel rundlich	fehlend, Innenkante gerade	vorhanden, aber weniger stark ausgeprägt	ca. 20	wenn vorhanden, dann undeutlich
<i>P. macleani</i>	reduziert	nur sehr schwache laterale Stege (Abb. 113, 114 in WARÉN & BOUCHET 1989), oder ganz reduziert (s. Tafel 8a,b)	1-2,1,1 Dentikel breit und rundlich	fehlend, Innenkante leicht geschwungen	vorhanden	8-12	vorhanden an Äußerem, an Innerem nicht zu erkennen
<i>P. antiqua</i>	?	?	?	?	?	?	?

Die Lateralzähne sind asymmetrisch mit einer lateralen Verlängerung, der Schaber hat immer einen relativ großen Hauptdentikel und ein bis mehrere Dentikel auf jeder Seite, wobei der/die Innere/n meist größer als die Äußeren sind. An der Innenkante des Schaftes befindet sich eine Einbuchtung, die mit den Stegen des Rhachiszahns korrespondiert (s. Tafel 7c). Sie fehlt bei den Arten mit reduziertem oder breitem Rhachiszahn. Außerdem zieht sich eine Verstärkung an der Vorderseite des Schaftes diagonal von unterhalb des Hauptdentikels zur äußeren Ecke des Zahnes. Er kann im distalen Bereich dreieckig nach vorne vorstehen, so dass auch die Lateralzähne miteinander in Kontakt stehen.

Die Marginalzähne sind breit spatelförmig mit gerade bis leicht gerundeter Schaberkante mit vielen gleichförmigen Dentikeln. Bei einigen Arten zieht sich eine feine Zähnelung an der Außenkante eines oder beider Marginalzähne hinunter (s. Tafel 7d). Eine Übersicht über die genaue Ausprägung und Dentikelzahl der Zähne bei den einzelnen Arten ist in Tabelle 8 zusammengestellt.

Weitere Angaben zu Morphologie und Anatomie sind bei WARÉN & PONDER (1991) zu finden.

Aufgrund von Schalen und Radulamerkmale konnten die unbestimmten *Provanna*-Exemplare bekannten Arten zugeordnet werden. So gehören von den fünf Exemplaren mit dem Fundort "Oregon Margin" (Material von J. VOIGHT, FMNH) zwei der Art *P. macleani* und drei der Art *P. pacifica* an. Erstere sind an der ausschließlich spiraligen Schalenskulptur (s. Tafel 2f) und dem reduzierten Rhachiszahn zu erkennen (s. Tafel 8a,b). *P. pacifica* hat eine netzartige Skulptur (s. Tafel 2e) und ist daher nur eindeutig nach Untersuchung der Radula zu identifizieren, die ebenfalls einen reduzierten Rhachiszahn zeigt, aber im Vergleich zu *P. macleani* schmalere Marginalzähne und etwas anders ausgebildete Lateralzähne hat (s. Tafel 8c,d).

Von den 28 Exemplaren mit dem Fundort "Cascadia subduction zone" (Material von H. SAHLING, GEOMAR) gehören 15 *P. laevis* (s. Tafel 2c), 11 *P. lomana* (s. Tafel 2b, bis auf Spirallrippen an der Basis ausschließlich Axialskulptur) und zwei *P. pacifica* (s. Tafel 2d) an.

Die beiden Exemplare aus der Okhotskischen See (Material von S. GALKIN) (s. Tafel 2a) sind nach den Schalenmerkmalen *P. lomana* sehr ähnlich, ohne Kenntnisse der Radula und des Weichkörpers können aber keine eindeutigen Angaben zur Artzugehörigkeit gemacht werden. Zusätzlich ist fraglich, ob *P. lomana* eine so weite Verbreitung hat, da sie sonst nur von Fundorten vor der Küste Kaliforniens und Oregons bekannt ist.

8.1.4. *Desbruyeresia*

(s. Tafel 6a,b,d,e,g)

Die Schalen von *Desbruyeresia* sind schlanker und langgestreckter als die von *Provanna* und bis zu 12mm hoch (s. Tafel 6a,b). Sie besitzen eine netzartige Skulptur, die an den Knotenpunkten Stacheln (*D. spinosa*) ausbilden kann. Die Apertur ist oval und im Verhältnis zum letzten Umgang etwas kleiner als bei *Provanna*. Am vorderen Ende befindet sich eine kleine siphonale Kerbe, bei *D. melanioides* fehlt diese. Der Protoconch (s. Tafel 6a und WARÉN & BOUCHET 1993, Fig. 44 D, E) ist cancellat und hat mindestens zwei Windungen. Der Apex ist nicht erhalten, das hornige Operculum paucispiral.

Der Weichkörper hat nach den Erstbeschreibern eine etwas größere Schnauze als *Provanna*, Spuren von Augen sind nur bei Juvenilen zu erkennen, ein Pallialtentakel fehlt, die Mantelhöhle ist tief und die Kieme soll mehr, aber dafür weniger voluminöse Kiemenblättchen haben. Untersuchungen zum Vorhandensein von Endosymbionten oder Vorstufen dazu sind nicht bekannt.

Die Radula (s. Tafel 6d,e,g) ist sowohl der von *Alviniconcha* und *Ifremeria* als auch der von *Provanna* ähnlich. Der Rhachiszahn ist breit, der Schaber hat im Gegensatz zu *Provanna* immer Dentikel, von denen der Hauptdentikel wesentlich größer als die seitlichen ist. Die lateralen Stege am Schaft sind etwas schmaler als die in *Provanna* aber in der Form ähnlich. Auch ist der mediane Ausläufer an der Basis schmal und lang (s. Tafel 6g). Die Lateralzähne sind seitlich lang ausgezogen (ähnlich *Alviniconcha* und *Ifremeria*), der Schaber hat innen zwei bis drei größere Dentikel, es folgt ein kräftiger Hauptdentikel und es schließen sich nach außen drei bis sechs deutlich kleinere Dentikel an. Unter dem Hauptdentikel ist ein vertikaler Steg mit dreieckiger Erweiterung zu erkennen. Die Marginalzähne sind breit und spatelförmig mit vielen Dentikeln (12 bis 20) an der nur leicht gerundeten Kante. Eine Zähnelung an der Außenkante fehlt, soweit dies auf den Abbildungen zu erkennen ist.

Weitere Abbildungen sind in OKUTANI (1990) und WARÉN & BOUCHET (1993) zu finden.

8.2. Familienmerkmale der Provannidae

Nach dem Vergleich der morphologischen Daten haben die Provannidae folgende gemeinsame Merkmale: eine laterale Furche am Fuß, runde, aflagellate Paraspermatozoa, eine cancellate Protoconchskulptur und eine ähnlich gebaute Radula. Besonders die einheitliche Ausprägung der Marginalzähne spricht für die Zugehörigkeit zu einer Familie. Die zunächst unterschiedlich erscheinenden Rhachis- und Lateralzähne lassen sich aber durch Übergangsformen verbinden. Aus dem einfach gebauten, relativ breiten Rhachiszahn von *Ifremeria* und *Alviniconcha* lässt sich der an der Schaftbasis etwas komplexer gebaute von *Desbruyeresia* ableiten, der zu der Ausprägung bei *Provanna* überleitet (s. Abb. 19).

Von den Familienmerkmalen, die WARÉN & PONDER (1991) in der Erstbeschreibung der Familie angeben, müssen demnach einige revidiert werden, da sie nicht für alle Gattungen gültig sind. So gelten die Angaben zur Schalengröße nur für *Provanna* und *Desbruyeresia*, ein paucispirales Operculum tritt bei *Alviniconcha* und *Ifremeria* nur bei Juvenilen auf, das Vorhandensein eines Pallialtentakels ist eine Synapomorphie für *Provanna* und kein Familienmerkmal, ebenso wie der denticellose Rhachiszahnschaber. Die von den Autoren angegebene Dentikelformel für den Lateralzahn (1+1+(1-5) von innen nach außen) hat ebenfalls nur Gültigkeit für *Provanna* und muss nach eigenen Untersuchungen (1-2)+1+(1-5) lauten (s. Tab. 8).

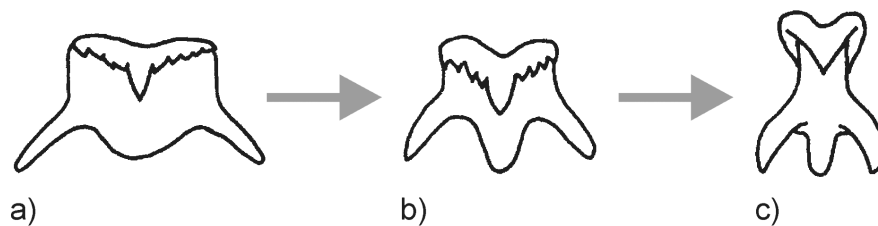


Abb. 19: Mögliche Transformationsreihe der Rhachiszähne innerhalb der Provannidae.
a) Typ *Alviniconcha* und *Ifremeria*, b) Typ *Desbruyeresia*, c) Typ *Provanna*.

8.3. Verwandtschaftshypothesen innerhalb der Provannidae

Für die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen lassen sich ausgehend von den Ergebnissen der Radulauntersuchungen und unter Berücksichtigung der übrigen morphologischen Befunde die beiden folgenden Hypothesen ableiten. Entweder ist *Desbruyeresia* die Schwestergruppe von *Provanna* (Hypothese A, Abb. 20) oder von *Alviniconcha* und *Ifremeria* (Hypothese B, Abb. 21).

In Hypothese A ist der schmale mediane Ausläufer an der Basis des Rhachiszahnschaftes, die nach unten gebogenen lateralen kräftigen Stege und die Einbuchtung an der Innenkante des Lateralzahns nur einmal als Synapomorphie von *Provanna* und *Desbruyeresia* entstanden. Der breite Rhachiszahn mit nur relativ schmalen lateralen Stegen und breitem, sehr flachen medianen Ausläufer und die fehlende Einbuchtung an der Lateralzahninnenkante von *P. buccinoides* und *P. nassariaeformis* wären dann sekundär.

In Hypothese B ist die Radulaausprägung der letzten beiden Arten plesiomorph, dafür ist dann aber die Rhachiszahnschaftbasis von *Desbruyeresia* und *Provanna* konvergent entstanden. Eine Synapomorphie für *Desbruyeresia*, *Ifremeria* und *Alviniconcha* fehlt, die Gemeinsamkeiten beruhen auf Symplesiomorphien.

In beiden Hypothesen kann das Vorhandensein von Endocytosymbiosen in der Kieme, der Riesenwuchs und die ungewöhnliche Lage der Gonade als Synapomorphie für *Ifremeria* und *Alviniconcha* gewertet werden, die warzenartigen Tuberkel am Epipodium bei *Ifremeria* und das Periostracum mit Haaren bei *Alviniconcha* stellen die Autapomorphien für diese Arten dar. Für

Desbruyeresia ist bei beiden Hypothesen nach dem Sparsamkeitsprinzip das Fehlen der Zähnelung an der Marginalzahnaußenkante als Autapomorphie der Gattung zu werten. In den übrigen Merkmalen ist diese Gattung plesiomorph. Die Gattung *Provanna* ist durch die Radulaausprägung und den Pallialtentakel gut begründet. Zusätzlich kann die Verringerung der Protoconchwindungen genannt werden, die aber nicht gesichert ist, solange der Protoconch von *Ifremeria* unbekannt ist und die Daten der übrigen *Provanna*-Arten nicht vorliegen. Ob der reduzierte Rhachiszahn von *P. macleani*, *P. pacifica* und *P. admetoides* einmal entstanden ist oder mehrfach unabhängig voneinander kann nicht entschieden werden.

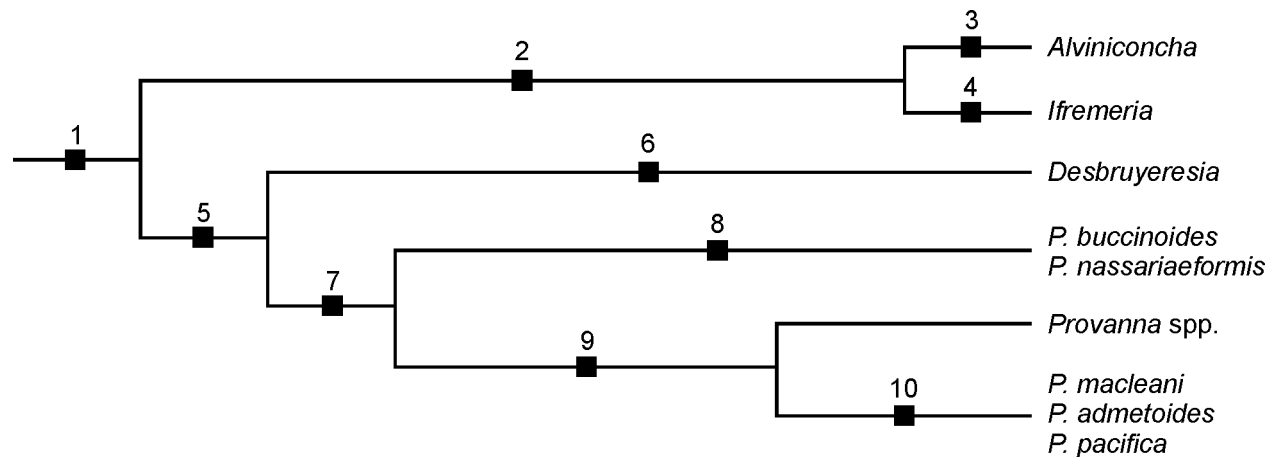


Abb. 20: Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Provannidae. **Hypothese A**, ■: Apomorphien (s. nachfolgende Liste), in Ästen ohne ■ liegt die plesiomorphe Merkmalsausprägung vor.

- 1: Laterale Epipodialfurche, cancellate Protoconchskulptur, breite Marginalzähne mit relativ geradem Schaber mit vielen Dentikeln, die sich mind. am inneren Marginalzahn an der Außenkante nach unten ziehen, Oberkante des Rhachiszahnschabers eingebuchtet
- 2: Endocytosymbionten in der Kieme, anteriore Ausdehnung der Gonade bis in den Mantelhöhlenboden, Riesenwuchs
- 3: Periostracum mit Haaren
- 4: Verhornte, warzenartige Tuberkel am Epipodium
- 5: Rhachiszahnbasis mit schmalem medianen Ausläufer, laterale Stege nach unten gebogen, Lateralzahninnenkante eingebuchtet für Rhachiszahn
- 6: Außenkante der Marginalzähne immer ohne feine Zähnelung
- 7: Reduktion der Rhachiszahndentikel, Anzahl der inneren Lateralzahndentikel reduziert, Mantelrand mit Pallialtentakel, Protoconch nur max. 2 Windungen
- 8: Sekundäre Verbreiterung des medianen Ausläufers am Rhachiszahn und Reduktion der lateralen Stege, Innenkante des Lateralzahns ohne Einbuchtung
- 9: Rhachiszahnschaft schmal, Lateralzahn mit deutlicher Einbuchtung und stärker asymmetrisch
- 10: Reduktion des Rhachiszahns

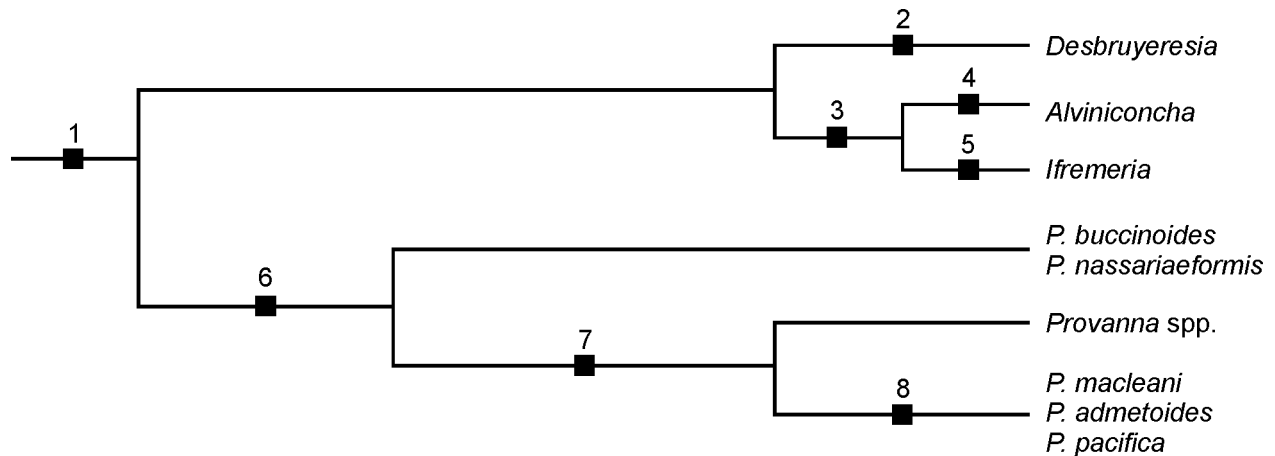


Abb. 21: Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Provannidae. **Hypothese B**, ■: Apomorphien (s. nachfolgende Liste), in Ästen ohne ■ liegt die plesiomorphe Merkmalsausprägung vor.

- 1: Laterale Epipodialfurche, cancellate Protoconchskulptur, breite Marginalzähne mit relativ geradem Schaber mit vielen Dentikeln, die sich mind. am inneren Marginalzahn an der Außenkante nach unten ziehen, Oberkante des Rhachiszahnschabers eingebuchtet
- 2: Rhachiszahnbasis mit schmalem medianen Ausläufer, laterale Stege nach unten gebogen, Lateralzahninnenkante eingebuchtet für Rhachiszahn, Außenkante der Marginalzähne immer ohne feine Zähnelung
- 3: Endocytosymbionten in der Kieme, anteriore Ausdehnung der Gonade bis in den Mantelhöhlenboden, Riesenwuchs
- 4: Periostracum mit Haaren
- 5: Verhornte, warzenartige Tuberkel am Epipodium
- 6: Reduktion der Rhachiszahndentikel, Anzahl der inneren Lateralzahndentikel reduziert, Mantelrand mit Pallialtentakel, Protoconch nur max. 2 Windungen
- 7: Rhachiszahnbasis mit schmalem medianen Ausläufer, laterale Stege nach unten gebogen, Lateralzahninnenkante eingebuchtet für Rhachiszahn, Rhachiszahnschaft schmal, Lateralzahn stärker asymmetrisch
- 8: Reduktion des Rhachiszahns

9. DISKUSSION DER MORPHOLOGISCHEN ANALYSE

Im folgenden werden die Methode, die Auswahl der Taxa und die Merkmale diskutiert. In einem weiteren Abschnitt werden dann die aus der Analyse resultierenden Stammbäume erörtert. Es folgt eine Diskussion zur Biogeographie der Provannidae, die sich aus der Verknüpfung der phylogenetischen Ergebnisse mit den Verbreitungsdaten ergibt.

9.1. Diskussion der phylogenetischen Analysemethoden

Die Auswahl der untersuchten Taxa hat sich aus den in der Literatur diskutierten möglichen Verwandten der Provannidae (s. Einleitung) ergeben, gleichzeitig repräsentieren sie die basalen Taxa der Caenogastropoda (sensu PONDER & WARÉN 1988) ohne die Ptenoglossa und Neogastropoda. Ein Einbeziehen der Neogastropoda und Ptenoglossa in die Analyse wäre zum einen über die Fragestellung der Arbeit hinaus gegangen, zum anderen wäre die Verwendung der Raduladaten, die in der vorliegenden Arbeit einen Schwerpunkt bilden, erschwert worden, da die ptenoglossen Radula und die steno- bzw. toxoglossen Radula der Neogastropoda nur schwer mit der taenioglossen homologisiert werden kann, so dass eine korrekte und gemeinsame Kodierung der Merkmale nicht möglich ist.

Die Wahl der Architaenioglossa als Außengruppe ist durch ihre in der Literatur mehrfach bestätigte Position als Schwestergruppe der übrigen Caenogastropoda gut begründet. Schon bei THIELE (1929) sind sie innerhalb der Mesogastropoda an deren Basis zu finden. Bei HASZPRUNAR (1988) werden sie zwar als Architaenioglossa innerhalb der paraphyletischen "Archaeogastropoda" und nicht innerhalb der Caenogastropoda geführt, bilden aber die Schwestergruppe zu diesen. Bei PONDER & LINDBERG (1996, 1997) stehen sie als Adelphotaxon an der Basis den übrigen Caenogastropoda gegenüber, die daher bei PONDER & LINDBERG (1997) auch als Taxon Sorbeoconcha eingeführt werden und damit HASZPRUNARS (1988) Caenogastropoda entsprechen, die allerdings im Gegensatz zu den ersten Autoren die Campanilidae nicht mit einschließen. Problematisch erweisen sich die Architaenioglossa als Außengruppe dann, wenn Merkmale an ihren im Gegensatz zur rein marinen Innengruppe ausschließlich limnischen bzw. terrestrischen Lebensraum gekoppelt sind. Das sind z.B. die fehlenden Kiemen der terrestrischen Cyclophoroidea und die Brutpflege betreibenden Ampullarioidea. Diese Ausprägungen könnten dann Apomorphien dieser Taxa sein, die zu einer falschen Polarisierung der Innengruppenmerkmale führen.

Anstelle der Architaenioglossa wären als Außengruppe auch die marinen Neritimorpha und Vertreter der Rhipidoglossa in Frage gekommen, was zu einer besseren Vergleichsmöglichkeit mit der molekularen Analyse geführt hätte. Ähnlich wie bei den Neogastropoden unterscheiden sich diese beiden Taxa aber nicht nur in den Radulamerkmale (z.B. mehr Lateral- und Marginalzähne), sondern auch in vielen Weichkörpermerkmalen deutlich von den Caenogastropoda. Eine sinnvolle Kodierung der Merkmale, die eine Auflösung der

verwandtschaftlichen Beziehungen in der Innengruppe gewährleistet, ist dann nicht mehr möglich.

Die Behandlung der Merkmale als "unordered", die Merkmalswechsel zwischen allen Zuständen zulässt und auch die Reversibilität der Merkmale nicht ausschließt, hat z.T. zu Merkmalswechseln geführt, die als nicht sinnvoll erachtet werden (z.B. Verlust des PII und später Wiedererwerb desselben). In diesen Fällen wäre eine Behandlung als irreversibel sinnvoller gewesen. Da aber in einigen Fällen diese Annahme nicht von vorn herein gemacht werden konnte, da ja das Fehlen eines Merkmals auch sekundär auftreten kann, wurde bei allen Merkmalen auf eine Festlegung der Lesrichtung a priori verzichtet. So können vorhandene Hypothesen über die Richtung von Merkmalswechseln und die Homologie der Merkmale mit Hilfe der Computeranalyse überprüft werden und werden nicht im Vorfeld der Analyse vorgegeben. Die Merkmalspolarisation beruht dann allerdings rein auf dem Sparsamkeitsprinzip und den Merkmalszuständen in den verwendeten Außengruppentaxa und nicht auf einem Außengruppenvergleich, der alle nicht zur Innengruppe gehörenden Taxa mit einschließt. Liegen die Merkmale in den in der Analyse verwendeten Außengruppentaxa in der apomorphen Ausprägung vor, führt dies zu Fehlern bei der Merkmalspolarisation. Die errechneten Merkmalswechsel sollten daher im Nachhinein einer Überprüfung unterzogen und bei der Interpretation des resultierenden Baumes berücksichtigt werden (s. Diskussion der Merkmale).

Ein weiteres Problem bei der Merkmalskodierung stellt die Tatsache dar, dass alle Merkmale in klar voneinander abgegrenzte Zustände aufgeteilt werden müssen. Die Variabilität innerhalb einer Gruppe und die damit eventuell verbundenen Informationen über Evolutionstendenzen dieses Merkmals gehen dabei verloren. Auch kann eine Vielzahl von Detailinformationen bei der Betrachtung höherer Kategorien (hier z.B. der Cerithioidea mit ca. 25 Familien und 200 Gattungen (HOUBRICK 1988)) als terminale Taxa aufgrund der bei den Außengruppen bereits erwähnten Nichtkodierbarkeit nicht berücksichtigt werden. Andererseits ist nur so erreichbar, dass ein nachvollziehbares, logisches Verzweigungsschema aus der Analyse resultiert und die Daten einer Computeranalyse unterzogen werden können. Bei den hier analysierten 15 Taxa und 51 Merkmalen wäre das Auffinden des sparsamsten Baumes ohne Computer kaum möglich.

9.2. Diskussion der Merkmale

9.2.1. Schalenmerkmale

Die Annahme, dass **Schalenmerkmale**, besonders Skulpturmerkmale zwar gut zur Identifizierung geeignet, für die phylogenetische Interpretation in höheren Kategorien aber ungeeignet sind (HASZPRUNAR 1988), weil sie ein hohes Maß an Konvergenz zeigen, konnte in der vorliegenden Analyse bestätigt werden. So zeigen z.B. die Provanniden viele verschiedene Schalenskulpturen, bei *P. variabilis* variiert sie sogar innerartlich (s. Tafel 2g-i), es lässt sich aber weder über einen Außengruppenvergleich noch über andere Kriterien feststellen, welche

Skulptur ursprünglich ist. Dies hat sich dann auch in der Kodierung dieses Merkmals niedergeschlagen, die in einigen Fällen nicht eindeutig festgelegt werden konnte (s. Tabelle 7, Merkmal 3).

Der Aussage, dass Schalenmerkmale generell ungeeignet für phylogenetische Analysen sind, widersprechen SCHANDER & SUNDBERG (2001). Sie belegen dies durch den Vergleich der "consistency indices" von Schalen- und Weichkörpermerkmalen in verschiedenen Analysen. Dieser Index gibt zwar das Maß der Homoplasie in der jeweiligen Analyse an, macht aber keine Aussage über die Interpretierbarkeit der Lesrichtung des jeweiligen Merkmals. Auch wird nicht zwischen der Vielzahl möglicher Schalenmerkmale unterschieden, die sicher differenziert betrachtet werden müssen. So ist das Vorhandensein eines Siphonalkanals bzw. einer Siphonalkerbe ein abgeleitetes Merkmal der Sorbeoconcha gegenüber den Architaenioglossa und "Archaeogastropoda", das als solches auch in der Analyse bestätigt wurde. Auch morphometrische Schalendaten könnten verwendet werden (REID 1989, STONE 1997), wurden aber aufgrund der z.T. nur geringen Individuenzahl bei den Provannidae nicht erhoben.

Auch besteht generell bei den Gastropoden der hydrothermalen Quellen das Problem, dass die Schalen durch die meist stark sauren hydrothermalen Fluide starke Korrosionserscheinungen am Apex zeigen, so dass von vielen Provanniden die genaue Schalenhöhe und Windungszahl nicht bekannt ist. Als Schutz der Schale gegen die Korrosion kann auch die Dicke des Periostracum gewertet werden, welches bei allen "hot vent" Gastropoden zu finden ist (WARÉN & BOUCHET 1989, BECK 1994). Das haarige Periostracum von *A. hessleri* hat sich in der Analyse als konvergente Entstehung zu dem der Trichotropidae erwiesen, die auch sonst keine Hinweise auf eine verwandtschaftliche Beziehung der beiden Taxa, wie sie OKUTANI & OHTA (1988) angenommen haben, liefert. Vereinzelt treten haarähnliche Strukturen am Periostracum auch in anderen Taxa auf, z.B. bei juvenilen *Viviparus*-Exemplaren (RIEDEL 1993).

Im Gegensatz zu den Merkmalen der Teleoconche gelten die der **Protoconche** als geeignet zur phylogenetischen Rekonstruktion (BANDEL 1988), in denen sich außerdem die verschiedenen Entwicklungsstrategien der Tiere widerspiegeln (BANDEL 1982, KOWALKE 1998). Die "Archaeogastropoda" zeigen eine lecitotrophe, die Caenogastropoda sowohl eine lecitotrophe als auch eine planktotrophe Larvalentwicklung, wobei letztere als ursprünglich für die Caenogastropoda angesehen wird (HASZPRUNAR 1988). Dies wird durch die vorliegende Analyse bestätigt, in der deutlich getrennte PI und PII, als Indiz für die planktotrophe Entwicklung, den Merkmalszustand an der Basis der Sorbeoconcha repräsentieren.

Das Fehlen dieser Grenze bei den Architaenioglossa kann auf die Entwicklung in einer Bruttasche und das damit reduzierte freischwimmende Veligerstadium zurückgeführt werden, deren Entstehung als Apomorphie dieser Gruppe gewertet werden muss. Ihre Protoconche sind meist mehr oder weniger glatt und umfassen ca. zwei Windungen, die nicht deutlich von den folgenden, noch vor dem Schlupf gebildeten weiteren Windungen zu unterscheiden sind (BANDEL 1982, BROWN & BERTHOLD 1990, FALINOWSKI et al. 1996). Durch die hohe Windungszahl unterscheiden sie sich vom typischen lecitotrophen Typ, der nur maximal eine Windung

zeigt (KOWALKE 1998). Der Protoconchtyp der Architaenioglossa wird daher als Synapomorphie dieser Gruppe und nicht als plesiomorphes Merkmal angesehen.

Ein weiterer Vorteil der Protoconchmerkmale besteht darin, dass sie auch in Fossilien erhalten sein können, die so besser mit den Rezentformen vergleichbar sind. Allerdings benötigt man Juvenilstadien oder Larven, da der Protoconch bei Adulten meist nicht erhalten ist. Da der Apex der "hot vent" Gastropoden durch die aggressiven Fluide schon sehr früh korrodiert, sind die Protoconche vieler dieser Taxa unbekannt. So auch von *I. nautili*, deren nur wenige Millimeter große Juvenilschale bereits am Apex zerstört ist (s. Tafel 3c).

Der in Tafel 5d,e dargestellte Protoconch von *A. hessleri* entspricht dem von WARÉN & BOUCHET (1993) abgebildeten. Beiden Exemplaren fehlt bereits die Embryonalschale (PI), aber die Windungszahl des erhaltenen Teils (PII) (mindestens 1,5) lässt eindeutig auf planktotrophe Entwicklung schließen. Der Protoconch von *Desbruyeresia* ist dem von *A. hessleri* ähnlich, nur sind hier die axialen Rippen etwas stärker ausgeprägt als die Spiralrippen.

Der ebenfalls bei WARÉN & BOUCHET (1993) abgebildete Protoconch, der mit Vorbehalt *P. segonzaci* zugeordnet wird, ist vollständig, und lässt ebenfalls PI und PII erkennen. Die Windungszahl beträgt aber im Vergleich zu *Alviniconcha* und *Desbruyeresia* insgesamt nur ca. 1,5 bis 2. Diese und eine weitere Abbildung (WARÉN & PONDER 1991) stimmen mit den eigenen Befunden überein (s. Tafel 8e,f). Die Axialskulptur ist hier wesentlich deutlicher als die Spiralrippen ausgebildet. Auffällig ist, dass die Radula des bei WARÉN & PONDER (1991) abgebildeten Exemplars vom Galapagos Rift eine feine Zähnelung am Rhachiszahn zeigt, was gegen eine Zuordnung dieses Exemplares zu *Provanna* sprechen würde oder als Hinweis auf einen Vorfahren mit gezähneltem Rhachiszahn gelten könnte.

Insgesamt stellt die cancellate Protoconchstruktur, mit mehr oder weniger stark ausgebildeten Spiralrippen aber eine Synapomorphie der Provannidae dar, die auch dazu führt, dass nach der Analyse *Laeviphitus* zu dieser Familie gerechnet werden muss (s. Tafel 6c). Diese Gattung wurde von VAN AARTSEN et al. (1989) vorläufig zu den Epitoniidae gestellt, von WARÉN et al. (1989) zu der von PONDER (1985) errichteten Familie Elachisinidae, die zu den Truncatelloidea gehört. Dieser systematischen Position folgen BOUCHET & WARÉN (1993), OKUTANI et al. (1993) und WARÉN & BOUCHET (2001), obwohl die Elachisinidae alle einen glatten Protoconch aus nur ca. einer Windung besitzen (bei *Laeviphitus* 2,5 bis 3 Windungen). Allerdings ist von anderen Taxa bekannt, dass es sogar innerhalb einer Gattung (z.B. *Alvania*, *Littorina*, *Nassarius*) Arten sowohl mit PI und PII als auch nur mit PI gibt (BOUCHET 1990). Bei *Laeviphitus* sind aber zusätzlich einige Radulamerkmale abweichend (s.u.).

Die Interpretation der Protoconchmorphologie von *Provanna* in Bezug auf die Entwicklung ist strittig. Nach WARÉN & PONDER (1991) ist keine deutliche Trennung zwischen PI und PII zu erkennen, sondern ein fließender Übergang, so dass die Autoren auf lecitotrophe Entwicklung schließen. Auch GUSTAFSON & LUTZ (1994) nehmen das Fehlen eines PII für *Provanna* an, beschreiben aber auch einen ersten glatten bis granulierten Abschnitt, dem ein skulpturierter (Axialrippen mit feinen Spiralstreifen) folgt. Sie diskutieren aber auch, dass dies zumindest eine

planktische Phase in der Entwicklung nicht ausschließt. PONDER & LINDBERG (1997) übernehmen diese Ansicht für die ganze Familie, was bei Berücksichtigung von *Alviniconcha* und *Desbruyeresia* sicher nicht richtig ist. In den eigenen Aufnahmen ist eine deutliche Grenze zwischen den beiden Abschnitten zu erkennen (s. Tafel 8e). Auch zeigt ein typischer lecitotropher Protoconch nur maximal eine Windung (KOWALKE 1998), bei hydrothermalen Gastropoden mit lecitotropher Entwicklung nach LUTZ et al. (1986) immer weniger als 1,5 Windungen, während es bei *Provanna* 1,5 bis 2 Windungen sind. Es scheint daher gerechtfertigt, in der vorliegenden Analyse das Vorhandensein von PI und PII anzunehmen. Für eine eindeutige Klärung müssten allerdings noch mehr Exemplare untersucht werden. Anzumerken bleibt, dass die Merkmale für leci- bzw. planktotrophe Entwicklung von Untersuchungen an Flachwasserformen abgeleitet sind (THORSON 1950, CRADDOCK et al. 1997) und sich in einem Extremlebensraum wie den hydrothermalen Systemen andere Strategien entwickelt haben könnten.

9.2.2. Weichkörpermerkmale

Für die Sorbeoconcha ist ein paucispirales **Operculum** mit zentralem bis subzentralem Nucleus ursprünglich, so dass die Provannidae in diesem Merkmal ursprünglich sind und der fehlende bzw. endständige Nucleus der adulten *A. hessleri* und *I. nautili* demnach eine Synapomorphie dieser beiden Arten darstellt. Der bei den Juvenilformen noch subzentral gelegene Nucleus unterstützt die Annahme, dass sich dieser Zustand aus dem ursprünglich paucispiralen abgeleitet hat. Nach FRETTER & GRAHAM (1962) ist die Bildung eines Operculums mit endständigem Nucleus mit der Ausbildung eines Siphonalkanals korreliert, da es so besser der Form der Apertur angepasst werden kann und einen besseren Schutz bietet. Diese Hypothese würde durch die Verhältnisse bei den Strombidae gestützt, der Zustand bei *Alviniconcha* und *Ifremeria* würde dem widersprechen, da sie runde bis ovale Aperturen ohne Siphonalkanal besitzen. Da es aber möglich ist, dass auch das Operculum von den hydrothermalen Fluiden angegriffen wird (ausgefranter Rand), könnte es sein, dass ein Reparaturmechanismus oder ein schnelleres Wachstum durch die endständige Lage des Nucleus begünstigt wird. Die plesiomorphe Ausprägung der übrigen Provanniden wäre dann durch ihre wesentlich geringere Körpergröße begründet.

Die **Mantelrandausprägung** ist nur bedingt phylogenetisch interpretierbar. Der papillenbesetzte Mantelrand stellt ein gemeinsames Merkmal der Cerithioidea, von *Campanile* und von *Abyssochrysos* dar, das aber nach der Analyse zumindest in *Abyssochrysos* unabhängig entstanden ist. Ob die Papillen von *Campanile* mit denen der Cerithioidea homolog sind, ist nach HOUBRICK (1981) nicht sicher, da die Verteilung der Papillen sowohl zwischen beiden Taxa als auch innerhalb der Cerithioidea variiert. Das Vorhandensein der Papillen kann daher wie auch die Ausprägung bei *Alviniconcha* als Autapomorphie betrachtet werden.

Die Ausbildung von Pallialtentakeln scheint ebenfalls mehrfach entstanden zu sein. Auch die Tatsache, dass die Manteltentakel der Truncatelloidea mit Cilien besetzt sind, der von *Provanna* und *Abyssochrysos* aber nicht, spricht für eine Konvergenz. Damit wird die Annahme von PONDER (1984) bestätigt, der die Pallialtentakel als ursprünglichen Zustand der Rissoidae ansieht, der aber in einem gemeinsamen Vorfahren von Littorinoidea und Truncatelloidea gefehlt hat und damit eine Synapomorphie der Truncatelloidea darstellt.

Die Bewertung der Pallialtentakel von *Provanna* und *Abyssochrysos* ist nicht eindeutig. HOUBRICK (1979) hat bei *Abyssochrysos* zwei tentakelartige Anhänge am Mantelrand beschrieben. Den größeren und etwas nach innen versetzten hat er als funktionalen Penis interpretiert, den anderen als akzessorischen Tentakel bezeichnet. WARÉN & PONDER (1991) kommen nach eigenen, neueren Untersuchungen zu dem Ergebnis, dass der von HOUBRICK (1979) als pallialer Penis bezeichnete Tentakel ein "modified pallial tentacle" ist und der akzessorische Tentakel homolog zu dem von *Provanna* ist, da er die gleiche cilienfreie, geringelte Oberfläche zeigt. Sie machen aber keine Angaben, was unter einem nicht modifizierten Pallialtentakel zu verstehen wäre. Der homologe Tentakel stellt nach WARÉN & BOUCHET (1993) eine Sympleisiomorphie von *Provanna* und *Abyssochrysos* dar. Das Fehlen des Tentakels in den übrigen Provannidae wäre dann sekundär und damit abgeleitet, was im Widerspruch zu den eigenen Ergebnissen zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie stehen würde, in denen *Provanna* ein gegenüber den übrigen Provannidae abgeleitetes Taxon darstellt. Nach der vorliegenden Analyse ist der Pallialtentakel in beiden Gattungen jeweils neu entstanden und ist somit eine Autapomorphie der Gattungen, selbst wenn *Abyssochrysos*, wie in Abb. 17, die Schwestergruppe der Provannidae darstellt. In diesem Fall wäre dann von Parallelentwicklung zu sprechen. Zukünftige Erkenntnisse über die Funktion dieser Struktur könnten bei der phylogenetischen Beurteilung helfen.

Die Bildungen des **Epipodiums** sind in der Regel phylogenetisch schwer zu beurteilen, da sie nicht eindeutig homologisiert werden können (PONDER & LINDBERG 1997). Epipodialtentakel gelten als plesiomorphes Merkmal innerhalb der Gastropoden, das bei den "Archaeogastropoda" und nur bei einigen wenigen Caenogastropoda (Truncatelloidea, *Abyssochrysos*) zu finden ist, wobei die Homologie der Strukturen der Caenogastropoden mit denen der "Archaeogastropoda" angezweifelt wird (HASZPRUNAR 1988, PONDER & LINDBERG 1997). Da sie nur in zwei der hier untersuchten Taxa auftreten, stellen sie für diese Gruppen Apomorphien dar, die aber konvergent entstanden sind. Die laterale Furche im Epipodium dagegen ist eine Synapomorphie der Provannidae, deren Existenz bei *Laeviphitus* überprüft werden müsste, um dessen systematische Stellung besser begründen zu können.

Auch die Homologie der **Nackenlappen** der Vetigastropoden mit denen der Architaenioglossen und basalen "Neotaenioglossa" wird in Frage gestellt (PONDER & LINDBERG 1997). Bei den Architaenioglossen dienen die Nackenlappen als funktionelle Siphone, innerhalb der Caenogastropoda treten sie vereinzelt auf und stehen meist im Zusammenhang mit einer filtrierenden Lebensweise (z.B. bei *Turritella* und *Calyptraea*) (FRETTER & GRAHAM 1962,

LINDBERG & PONDER 2001), bei der sie der Steuerung des Wasserstromes und der Ableitung der Nahrungsreste und Exkrete dienen. Dieser Zusammenhang würde auf eine konvergente, durch die Lebensweise bedingte Entstehung innerhalb der Caenogastropoda hindeuten, die in Übereinstimmung mit den hier gewonnenen Ergebnissen steht. So stellen die Nackenlappen von *Ifremeria* und *Alviniconcha* eine Synapomorphie dieser beiden Gattungen dar, die unabhängig von den Nackenlappen der Architaenioglossen und Cerithioidea entstanden sind. Ebenso wie der Nackenlappen lässt sich auch die Nahrungsrinne, die den übrigen Provannidae fehlt, mit der Ernährungsweise erklären. Selbst wenn *Alviniconcha* und *Ifremeria* ihre Nährstoffe ausschließlich von den Endosymbionten beziehen, müssen sie diese ausreichend mit Schwefelverbindungen und Methan versorgen, was nur über eine gute Ventilation der Kieme möglich ist. Die zusätzlich noch vorhandene Radula und ein kompletter Verdauungstrakt lassen aber vermuten, dass zusätzlich noch mit der Kieme gefilterte Bakterien aufgenommen werden, die über die Nahrungsrinne, die im Nackenlappen mündet, der Mundöffnung zugeführt werden. Eine weitere Funktion der Rinne auf dem Mantelhöhlenboden ist mit Sicherheit die Ausleitung von Gameten und Faeces, die so direkter aus der sehr tiefen Mantelhöhle ausgeleitet werden können.

Besonders die Endocytosymbionten, aber auch ein filtrierende Ernährungsweise erklären die starke Hypertrophierung der **Kieme** in *Alviniconcha* und *Ifremeria*, die eine weitere Synapomorphie dieser beiden Taxa darstellt. Auch der Riesenwuchs dieser Arten wird im Vergleich mit *Provanna* und *Desbruyeresia* mit der Symbiose erklärt (BECK & SOBJINSKI 1999). Das hier belegte Vorkommen von Bakterien in taschenförmigen Einsenkungen in den Kiemen von *Provanna* stellt eine Ectosymbiose dar und kann als Vorstufe einer Endosymbiose gedeutet werden. Gestützt wird diese Hypothese durch ENDOW & OHTA (1989), die bei *A. hessleri* zum einen zeigen konnten, dass es bei einigen Bakteriocyten zur Phagocytose von Bakterien im apikalen Bereich kommt, zum anderen, dass Bakterien zwischen den Bakteriocyten, also extracellulär liegen und durch einen sehr schmalen Gang mit dem Außenraum verbunden sind. Die Autoren werten dies als eine Möglichkeit, in engem Kontakt mit der Wirtszelle zu stehen aber gleichzeitig geschützt vor der lysosomalen Aktivität der Bakteriocyte zu sein. Der Wirt hat so eine "Symbiontenreserve". Phagocytose von Bakterien an der Kiemenoberfläche konnte auch für die hydrothermale Napfschnecke *Lepetodrilus fucensis* nachgewiesen werden (DEBURGH & SINGLA 1984), die ebenfalls für ihre Gattung stark vergrößerte Kiemenfilamente besitzt (SOBJINSKI 1995). Die Kieme von *Provanna* zeigt allerdings keine auffällige Vergrößerung. Interessant wäre daher eine Untersuchung von *Desbruyeresia*-Kiemen, die nach Angaben von WARÉN & BOUCHET (1993) etwas weniger voluminös als die von *Provanna* sein sollen, was mit Vorsicht auf das Fehlen von Bakterientaschen zurückgeführt werden könnte.

Indirekt im Zusammenhang mit der vergrößerten Kieme von *Ifremeria* und *Alviniconcha* und damit mit der Endosymbiose könnte die Verlagerung der **Gonade** nach anterior stehen. Die Visceralmasse ist auf Kosten der vergrößerten Kieme und Mantelhöhle verkleinert, so dass die

Gonade aus Platzgründen verlagert werden musste. Beide Arten scheinen getrenntgeschlechtlich zu sein. Eindeutig konnten bei den vorliegenden Exemplaren zwar nur Männchen anhand von Quetschpräparaten des Gonadengewebes identifiziert werden, aber da sie unterschiedlich groß und damit unterschiedlich alt waren, kann protandrischer Hermaphroditismus ausgeschlossen werden. Auch berichten WARÉN & BOUCHET (1993) von Weibchen im Material aus dem Fiji- und Lau Basin. Sie diskutieren saisonale Reproduktion für beide Arten, da die meisten der von ihnen untersuchten Exemplare nicht geschlechtsreif waren.

Eindeutig ist, dass die Männchen dieser beiden Arten und auch die der übrigen Provannidae keinen **Penis** besitzen. Sowohl der Gonochorismus als auch der aphallische Zustand gelten als ursprünglich bei den Caenogastropoden. Dies steht ebenso im Einklang mit den vorliegenden Ergebnissen, wie die Annahme, dass die als Penis fungierenden Strukturen innerhalb der Caenogastropoden mehrfach entstanden sind, nach PONDER (1988) sogar zweimal innerhalb der Truncatelloidea. Die Kopulationsorgane, die bei einigen "Archaeogastropoda" zu finden sind, sind nicht homolog mit denen der Caenogastropoda, da sie unterschiedlich innerviert werden (FRETTER & GRAHAM 1962). Auch zur Mantelhöhle offene palliale Gonodukte sind ursprünglich innerhalb der Caenogastropoda (JOHANSSON 1953, HASZPRUNAR 1988, PONDER 1988) und stellen damit ein weiteres plesiomorphes Merkmal der Provannidae dar.

Als abgeleitet können dagegen einige der Spermienmerkmale gewertet werden. Die Einteilung in sechs distinkte Merkmale der **Euspermatozoa** hat auch in der gemeinsamen Analyse mit den übrigen Merkmalen die von HEALY (1988, 1996) vorgenommene Einteilung der Caenogastropodenspermien in zwei Gruppen bestätigt. Zum einen die Architaenioglossen und Cerithioidea, zum anderen die übrigen Caenogastropoda ohne die Campanilidae. Dabei ist die letztere Gruppe, zu der auch die Provannidae zählen, einheitlich durch sechs bis zehn helicale Mitochondrien mit normalen Cristae und das Auftreten von apikalem Bläschen und akzessorischer Membran gekennzeichnet. Die größere Mitochondrienzahl (zehn bis zwölf) von *Ifremeria* und *Alviniconcha* stellt eine Synapomorphie dieser beiden Gattungen dar, die vielleicht eine Folge der Größe der Tiere ist. Die Merkmalsverteilung in der ersten, basaleren Gruppe ist etwas uneinheitlicher und daher ist die Lesrichtung der Einzelmerkmale nicht eindeutig. So besitzen die Architaenioglossa und Cerithioidea alle plattenförmige Cristae, aber die Mitochondrien sind bei den Ampullariidae und Viviparidae helical, während sie bei den anderen dieser Gruppe gerade angeordnet sind. Dafür ist die Zahl der Mitochondrien bei den Viviparidae, Ampullariidae und Cerithioidea vier, während sie bei den Cyclophoridae sieben bis acht beträgt, also eher dem Typ der übrigen Caenogastropoden entspricht.

Campanile stellt einen Sonderfall dar, weil den Spermien ein apikales Bläschen fehlt und sie gerade Mitochondrien besitzen, ein Zustand, der sonst nur gekoppelt mit plattenförmigen Cristae auftaucht, die hier aber fehlen. Aus der Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung geht hervor, dass das Fehlen des apikalen Bläschens bei *Campanile* sekundär ist und die gerade angeordneten Mitochondrien dreimal unabhängig (bei den Cyclophoridae, Cerithioidea und Campanilidae) entstanden sind und für ursprüngliche Caenogastropoden helicale Mitochondrien angenommen

werden müssen. Genau das Gegenteil ergibt die Analyse mit skaliertem Merkmalsgewichtung. Dort stehen die geraden Mitochondrien an der Basis und die helicale Form ist in den Ampullarioidea konvergent zu Hypsogastropoda entstanden. Die "Archaeogastropoda" besitzen runde Mitochondrien und sind daher für einen Außengruppenvergleich nicht geeignet. Die Neritimorpha dagegen haben langgestreckte Mitochondrien, was die zweite Hypothese stützen würde, allerdings nur zwei und die übrigen Merkmale sind auch nur bedingt mit denen der Caenogastropoden vergleichbar (HEALY 1988, 1996).

Unabhängig davon bleibt anzumerken, dass bei alleiniger Betrachtung der Euspermienmerkmale die Architaenioglossa mit den Cerithioidea entweder ein basales Paraphylum bilden oder gar ein Monophylum. In jedem Fall wären dann die Sorbeoconcha keine monophyletische Gruppe, was nicht nur den eigenen Analysen widerspräche, sondern auch den Ergebnissen anderer umfangreicher Arbeiten (HASZPRUNAR 1988, PONDER & LINDBERG 1996, 1997). Interpretiert man die Befunde allerdings nicht streng phylogenetisch, geben sie einen guten Hinweis auf die basale Position der Cerithioidea und die Zwischenstellung der Campanilidae.

Auch bei den **Paraspermatozoa** bilden die Architaenioglossa mit den Cerithioidea eine Gruppe. Die übrigen Taxa zeigen sehr unterschiedliche Ausprägungen, die jeweils Apomorphien darstellen. Dabei können die runden aflagellaten Paraspermatozoa als eine Synapomorphie eines Taxons [[Littorinoidea, Truncatelloidea], Provannidae, *Abyssochrysos*] gesehen werden, wobei die fehlenden Paraspermien der Truncatelloidea eine sekundäre Reduktion darstellen. Im Gegensatz zu den Provannidae wurde jedoch sowohl bei den Littorinoidea als auch bei *Abyssochrysos* die Bildung von Spermatozeugmata (Anheften von mehreren Euspermatozoa an ein Paraspermatozoon) beobachtet (HEALY 1989, 1990, 1992, BUCKLAND-NICKS et al. 2000). Das Fehlen der Spermatozeugmata bei den Provannidae könnte aber auch auf die Untersuchung nicht geschlechtsreifer Exemplare und die insgesamt geringe Zahl der untersuchten Tiere zurückzuführen sein.

Die Organisation des **Nervensystems** in Bezug auf die relative Lage der Pleural-, Pedal- und Cerebralganglien zueinander ist zur Analyse der Großgruppenphylogenie gut geeignet, innerhalb der einheitlich epiathroiden Sorbeoconcha können aber keine weiteren phylogenetischen Aussagen getroffen werden, außer, dass die Provannidae innerhalb der Sorbeoconcha anzusiedeln sind und nicht innerhalb der Architaenioglossa, die noch ein hypo- bzw. dystenoides Nervensystem besitzen und so eine Übergangsform zwischen den hypoathroiden "Archaeogastropoda" und den Caenogastropoda darstellen. Das Auftreten einer Zygoneurie hat sich als mehrfach unabhängig voneinander entstanden herausgestellt, so dass es zur Auflösung der verwandtschaftlichen Beziehungen auf Überfamilienniveau nicht geeignet zu sein scheint. Da es eine Konzentration des Nervensystems darstellt, kann eine Zygoose im Einzelfall aber als abgeleitetes Merkmal gedeutet werden, so bei *Ifremeria* gegenüber *Alviniconcha*.

Bei den **Sinnesorganen** ist das Fehlen der Augen sicher kein geeignetes Merkmal zur Verwandtschaftsbegründung auf Überfamilienniveau, da die Reduktion der Augen ein nicht nur

bei Tiefseegastropoden sondern auch bei anderen Invertebraten bekanntes Phänomen ist und daher als Konvergenz betrachtet werden muss. Die Position dagegen scheint geeigneter zu sein, nur ist bei den Provannidae, zumindest bei einigen Juvenilen, der ursprüngliche Zustand (an der Basis der Kopftentakel) ausgebildet.

Die Form des **Osphradiums** ist ein Merkmal, das die Trennung der Architaenioglossa von den Sorbeoconcha belegt und gleichzeitig auch eine Synapomorphie zumindest der Ampullarioidea darstellt (HASZPRUNAR 1985). Die Cyclophoridae haben ihr Osphradium aufgrund der terrestrischen Lebensweise reduziert. Innerhalb der Sorbeoconcha muss ein als langer Grat mit lateralen Cilienbändern ausgeprägtes Osphradium als ursprünglich angesehen werden. Diese Form findet sich auch bei den Provannidae. Ob ihr Osphradium auch die charakteristischen Zelltypen der Sorbeoconcha besitzt, konnte wegen der für TEM-Untersuchungen nicht ausreichenden Fixierung des Materials nicht festgestellt werden. Es sind aber die für Osphradia typischen säulenförmigen Zellen (WELSCH & STORCH 1969) zu erkennen (s. Tafel 11b).

Die **Ernährungsweise**, speziell die Endosymbiose wurde bereits im Zusammenhang mit den Kiemen- und Mantelhöhlenmerkmalen diskutiert. Die Kodierung eines Merkmalszustandes "Filtrierer" hat sich als nicht sinnvoll herausgestellt, da keines der untersuchten Taxa sich ausschließlich filtrierend ernährt und dies Merkmal daher nicht informativ war. Filtrierende Formen scheinen aber mehrfach in den verschiedenen Überfamilien entstanden zu sein.

Die ursprüngliche Lage der **Speicheldrüsen** bei den Caenogastropoda ist nach beiden Analysen posterior zum Nervenring, mit durch den Nervenring ziehenden Gängen. In der Analyse mit skaliertem Merkmalsgewichtung kommt es allerdings zu einem Mehrfachwechsel (posterior nach anterior und wieder nach posterior), was nicht für sinnvoll gehalten wird. Es ist daher fraglich, ob dies ein geeignetes Merkmal darstellt. Die Verlagerung der Gänge über den Nervenring ist ein Merkmal der Neogastropoda (PONDER 1973), das aber unabhängig innerhalb der "Neotaenioglossa" auch bei den Truncatelloidea und einigen Cerithioidea auftritt und für die Truncatelloidea als Apomorphie gilt. Dort könnte es als Folge der sehr geringen Größe der Tiere entstanden sein. Das Fehlen der **Oesophagaltaschen** ist ebenfalls eine Autapomorphie der Truncatelloidea und damit nicht informativ in Bezug auf die phylogenetischen Beziehungen zwischen den untersuchten Taxa.

9.2.3. Radulamerkmale

Wie bereits bei der Merkmalsbeschreibung erwähnt, wird die Radulamorphologie seit TROSCHEL (1866-1893) und THIELE (1929) zur Klassifizierung der Gastropodengroßgruppen herangezogen, die in sich einheitliche, aber voneinander deutlich verschiedene Radulamuster zeigen. Die taenioglosse Radula repräsentiert die ursprüngliche Form innerhalb der Caenogastropoda, die eine erstaunlich konstante Zahnzahl pro Querreihe zeigt. Diese grundsätzliche Einheitlichkeit ist mit hoher Variabilität der Einzelstrukturen innerhalb der Überfamilien gekoppelt (s. BANDEL 1984) und erschwert so die phylogenetische Interpretation und Kodierung der Merkmale, die

auch innerhalb einiger Überfamilien als hochgradig konvergent gelten (z.B. bei Cerithioidea (HOUBRICK 1988, SIMONE 2001)).

Dies hat sich auch in den hier durchgeführten Analysen gezeigt, in denen viele Radulamerkmale ein hohes Maß an Konvergenz zeigen (z.B. viermaliger Wechsel der Rhachiszahnschaftbreite von "breiter als hoch" zu "quadratisch", die dreifache Erwerbung von lateralen Stegen am Rhachiszahn, mehrfache Entstehung von schmalen Marginalzahnschabern aus breiten). Ein Außengruppenvergleich mit den "Archaeogastropoda" und Neritimorpha ist nicht möglich, da sie andere Radulatyphen haben (rhipidogloss, docogloss) und die Homologien der einzelnen Zähne nicht geklärt sind (PONDER & LINDBERG 1997) und demzufolge auch die Ableitung der verschiedenen Typen auseinander Gegenstand der Diskussion ist (PONDER 1973, SHIMEK & KOHN 1981, HICKMAN 1983, HASZPRUNAR 1988, MCLEAN 1990b).

Die taenioglosse Radula könnte nach HASZPRUNAR (1988) von den Seguenziidae VERRILL, 1884 oder ähnlichen Rhipidoglossa abgeleitet werden. Die Seguenziidae haben eine Radula mit einem Rhachiszahn, nur jederseits einem Lateralzahn und vier bis zwölf Marginalzähnen, zeigen sonst aber eine Reihe typischer "Archaeogastropoden"-Merkmale (QUINN 1983). Besonders die Tatsache, dass nur ein Lateralzahnpaar vorhanden ist, wird als Ähnlichkeit zu den Taenioglossa gesehen. Eine Ähnlichkeit, die nach QUINN (1983) nur oberflächlich ist, da z.B. die Marginalzähne der Seguenziidae unterschiedlich sind, während sie sich bei den Taenioglossa gleichen. PONDER & LINDBERG (1997) nehmen an, dass der Zustand der Seguenziidae durch Paedomorphose entstanden ist. Die Seguenziidae stellen auf jeden Fall ein Modell für mögliche rhipidoglosse Vorfahren der Taenioglossa dar, die als monophyletisch angesehen werden (HASZPRUNAR 1988). Die taenioglosse Radula einiger Heterobranchia (z.B. *Valvata*) gilt als unabhängig entstanden (WARÉN et al. 1993).

Aus einem Vergleich mit den Rhipidoglossa könnte als generelle Tendenz das Auftreten von gezähnelten Schabern als ursprünglich abgeleitet werden. Dies würde auch mit den hier vorgenommenen Analysen übereinstimmen, in denen die Reduktion der Dentikel am Rhachiszahnschaber dreimal unabhängig bei den Cyclophoridae, Campanilidae und bei *Provanna* auftritt. Innerhalb der Provannidae würde diese Tendenz durch das bereits erwähnte Auftreten von Dentikeln am Rhachiszahnschaber bei einer Larvalform (WARÉN & PONDER 1991, Fig. 1E) bestätigt werden, die mit Vorbehalt der Gattung *Provanna* zugeordnet wird. Die zugehörigen Protoconchmerkmale sprechen jedoch eindeutig dafür. Der Protoconch von *Desbruyeresia*, die gezähnelte Rhachiszähne besitzt, hat mehr Windungen. Außerdem stammt das Exemplar vom Galapagos Rift, wo nach heutigem Wissen die auf den Westpazifik beschränkten *Desbruyeresia*-Arten nicht zu finden sind.

Die Zuordnung von *Laeviphitus* zu den Provannidae beruht neben den Schalenmerkmalen (s.o.) auf den Radulamerkmale (s. Tafel 6f). Dort ist insbesondere der Rhachiszahn dem von *Desbruyeresia* sehr ähnlich. Ohne Kenntnisse des Weichkörpers kann aber nicht abschließend festgestellt werden, ob diese Zuordnung gerechtfertigt ist. Sicher ist aber, dass *Laeviphitus* nicht wie bisher den zu den Truncatelloidea gehörenden Elachisinidae zugeordnet werden sollte, da

diese immer Dentikel am Rhachiszahnschaft besitzen, die *Laeviphitus* aber fehlen. Das Fehlen mit einer Reduktion aufgrund der geringen Größe der Art (1,8 mm Schalenhöhe) zu begründen, wäre denkbar, wird aber dadurch widerlegt, dass Dentikel am Rhachiszahnschaft z.B. bei einer 2,3 mm großen *Alvania*-Art (Rissoidea, Truncatelloidea) die ebenfalls an Quellen des Mittelatlantischen Rückens gefunden wurde (WARÉN & BOUCHET 2001), auftreten. Da das Fehlen dieser Dentikel eine Plesiomorphie darstellt, kann es zur Begründung eines Schwestergruppenverhältnisses nicht herangezogen werden.

Als Synapomorphie der Provannidae haben sich in der Analyse die breiten Marginalzähne und die eingebuchtete Oberkante des Rhachiszahnschabers herausgestellt. Die ähnlichen Rhachiszähne der Littorinoidea und von *Provanna* sind demnach konvergent entstanden. Letzteres steht in Übereinstimmung mit der Interpretation der Radulamerkmale für die Beziehungen innerhalb der Provannidae, für die die Radulamerkmale besser geeignet sind, als auf dem Niveau der Überfamilien. So ist die Radula der einzige Merkmalskomplex, der neben den Schalenmerkmalen zur Unterscheidung der *Provanna*-Arten herangezogen werden kann und der einzige, mit dem sich Evolutionstrends innerhalb der Gattung erkennen lassen. So sind die drei Arten mit reduziertem Rhachiszahn abgeleitet gegenüber den übrigen Arten. Ob diese Reduktion mit der Ernährungsweise korreliert, bleibt zu überprüfen. Generell scheint die Radulamorphologie stärker von phylogenetischen Zwängen, als von ökologischen Zwängen beeinflusst zu sein (HICKMAN 1980). Die Zähnelung der Dentikel kann sich zwar z.B. bei feinem Substrat ebenfalls verfeinern, aber die Form des Zahnes bleibt erhalten. Die Reduktion des Zahnes lässt auf Nichtgebrauch schließen, der dann eventuell mit der Nutzung von Symbionten begründet werden könnte.

Gegen eine solche Erklärung würde die Radulaausprägung von *Alviniconcha* und *Ifremeria* sprechen, die nachweislich Endosymbionten beherbergen, aber breite Rhachiszähne besitzen. Bei diesen beiden Arten hat dies nicht zu einer Reduktion einzelner Zähne, sondern zu einer Reduzierung der Radula insgesamt geführt (Radulalänge bei *Ifremeria* ca. 1/10 der Schalenhöhe, bei *Provanna* ca. 1/4 bis 1/5). Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die relativ kurze Radula von *Alviniconcha* und *Ifremeria* könnte sein, dass die kurze Radula eines Vorfahren, der noch keine spezialisierte Symbiose ausgebildet hatte und daher nicht so groß war, beibehalten wurde. Da die Radula nicht hauptsächlich dem Nahrungserwerb dient, wurde außerdem die ursprüngliche Ausprägung der Zähne beibehalten. Nach den Verwandtschaftshypothesen für die Familie ist es wahrscheinlich, dass die breiten Rhachiszähne von *P. buccinoides* und *P. nassariaeformis* sekundäre Erscheinungen sind, die als Reduktionen gedeutet werden können, da bei diesen Radulae sowohl der Rhachiszahn, als auch der Lateralzahn wesentlich weniger komplex als in den übrigen *Provanna*-Arten ausgebildet sind. Auch hier stellt sich die Frage, ob diese Arten Symbionten in oder an den Kiemen beherbergen, die zu einer Vereinfachung der Radula im Laufe der Evolution geführt haben.

Insgesamt stellt der Merkmalskomplex der Radula ein wichtiges Instrument zur eindeutigen Identifizierung vieler Arten und zur Klassifizierung von Großgruppen dar. Die phylogenetische Aussagekraft auf Überfamilienniveau bzw. für höhere Kategorien innerhalb eines Typs (hier taeniogloss) ist weniger gut, da Konvergenzen häufig sind und die Lesrichtung aufgrund mangelndem Wissens über die Homologieverhältnisse der Großgruppen oft nicht bestimmt werden kann. Um phylogenetische Beziehungen auf Familienniveau aufzulösen, sind Radulamerkmale dagegen wieder gut geeignet.

9.3. Diskussion der morphologischen Stammbaumentwürfe

Sowohl die Analyse mit gleicher als auch die mit skaliertem Merkmalsgewichtung hat ergeben, dass die "Neotaenioglossa" auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen. An der Basis dieses Taxons stehen die Cerithioidea, was der Auffassung anderer Autoren entspricht (HASZPRUNAR 1988, HEALY 1996, PONDER & LINDBERG 1996, 1997).

Die unterschiedliche Position von *Campanile* in den beiden Analysen spiegelt sich auch in der Diskussion um die systematische Position dieses Taxons wieder. *Campanile symbolicum* als einziger rezenter Vertreter der Campanilidae gilt als "lebendes Fossil" (HOUBRICK 1981, 1984) und wurde den Cerithioidea zugeordnet (HOUBRICK 1981, PONDER & WARÉN 1988). Aufgrund der von dieser Überfamilie z.T. stark abweichenden Anatomie (HOUBRICK 1981, 1988), Spermienmorphologie (HEALY 1986) und Osphradienfeinstruktur (HASZPRUNAR 1992) wird aber mittlerweile eine separate Position mit der Bezeichnung Campaniloidea (PONDER & LINDBERG 1997) befürwortet. HASZPRUNAR (1988) hat zunächst ein Taxon Campanilimorpha als Schwestergruppe der Heterobranchia vorgeschlagen, befürwortet aber später (1992) wie andere Autoren (HOUBRICK 1988, PONDER & LINDBERG 1996, 1997) eine basale Position dieses Taxons. Dies wird mit den neben den abgeleiteten Merkmalen vorhandenen ursprünglichen Merkmalen begründet und dadurch erklärt, dass die Campanilidae eine frühe Abzweigung darstellen, die nachfolgend einen langen eigenständigen Evolutionsweg durchlaufen haben.

Dies würde auch dafür sprechen, dass es sich bei den Synapomorphien (z.B. pectinates Osphradium) der Campanilidae und Trichotropidae (s. Abb. 15) um Konvergenzen handelt und die Position, die die Campanilidae in diesem Baum einnehmen, eher unwahrscheinlich ist. Die wahrscheinlichere Position, wie sie die Analyse mit skaliertem Merkmalsgewichtung ergibt (s. Abb. 16, 17), beruht hauptsächlich auf Spermienmerkmalen und zwar solchen, die nur zwei Merkmalszustände besitzen und daher bei der Berechnung der Baumlänge gegenüber Merkmalen mit mehr als zwei Zuständen stärker ins Gewicht fallen.

Das durchweg auftretende Schwestergruppenverhältnis der Littorinoidea und Truncatelloidea entspricht der Annahme, dass diese beiden sehr alten und artenreichen Taxa auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen (PONDER 1985, 1988, REID 1989, KOWALKE 1998). Die Zusammenfassung der [Truncatelloidea, Littorinoidea] mit den Trichotropidae, Strombidae und

Provannidae (s. Abb. 16) würde der Bildung eines Taxons Littorinimorpha nach PONDER & LINDBERG (1997) entsprechen, deren Monophylie aber nur dann besteht, wenn keine der beinhalteten Überfamilien die Schwestergruppe der Neogastropoda darstellt.

Innerhalb der Littorinimorpha gehören die Strombidae und Trichotropidae nach BANDEL & RIEDEL (1994) zu den Neomesogastropoda bzw. Meta-Mesogastropoda (BANDEL 1991a, 1993), also eher abgeleiteten Taxa. Dass diese beiden Taxa in den vorliegenden Analysen meist als Schwestergruppen auftreten, ist wahrscheinlich methodisch bedingt, da aus dem Bereich der abgeleiteten Caenogastropoden keine weiteren Vertreter mit einbezogen wurden, die zu einer Differenzierung der verwandtschaftlichen Beziehungen in diesen Taxa hätte führen können. Aus dem hier beobachteten Schwestergruppenverhältnis sollte also nicht auf eine direkte Verwandtschaft der Strombidae und Trichotropidae geschlossen werden. Es stellt vielmehr einen Hinweis auf eine separat zu den [[Littorinoidea, Truncatelloidea], Provannidae, *Abyssochrysos*] verlaufende Evolutionslinie innerhalb der Caenogastropoda dar, deren Ursprung noch ungeklärt ist (BANDEL & RIEDEL 1994).

Die Position von *Laeviphitus* innerhalb der Provannidae wurde bereits bei den Schalen- und Radulamerkmalen diskutiert.

Dass die Schwestergruppe der Provannidae nicht eindeutig ermittelt werden konnte, könnte unter anderem daran liegen, dass es sich bei ihren Merkmalen entweder um Plesiomorphien der "Neotaenioglossen" handelt (fehlender Penis, Nervensystem, Spermienstruktur, offene palliale Gonodukte, PI und PII) oder um Autapomorphien der Familie. Die wichtigste Synapomorphie der Provannidae und der in Frage kommenden Schwestergruppen [Truncatelloidea, Littorinoidea] und *Abyssochrysos* ist die Paraspermatozoenform (rund und aflagellat), die aber innerhalb dieser Taxa eine Symplesiomorphie darstellt und entsprechend zu keiner Auflösung führt. Es muss auch beachtet werden, dass es sich bei den hier dargestellten Bäumen um Konsensus-Bäume handelt, die nur die Verzweigungen darstellen, die in allen gleich sparsamen Bäumen auftreten. Nach einigen Autoren (RIEPEL 1999) darf ein Konsensus daher nicht mit einer phylogenetischen Hypothese gleichgesetzt werden, da er nur eine Summation aller möglichen Hypothesen darstellt. Der Vorteil ist aber, dass Polytomien möglich sind, die ja durchaus beim realen Speziationsprozess vorgekommen sein können, und dass die Polytomien deutlich machen, an welchen Positionen der Datensatz entweder widersprüchliche oder zu wenig Informationen aufweist, um die entsprechende Polytomie aufzulösen (WÄGELE 2000).

Bei den hier vorliegenden Bäumen beruht die Polytomie hauptsächlich auf der unterschiedlichen und damit unsicheren Position von *Abyssochrysos*. Nach Ausschluss dieser Art bilden die [Truncatelloidea, Littorinoidea] dann die Schwestergruppe der Provannidae (s. Abb. 18), was ein mögliches Adelphotaxon *Abyssochrysos* natürlich nicht ausschließt, aber die verwandtschaftliche Nähe der [Truncatelloidea, Littorinoidea] zu den Provannidae unterstützt.

Die Synapomorphien, die bei der Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung für *Abyssochrysos* sprechen sind allerdings schwach. So sind die fehlenden Augen mit Sicherheit eine Anpassung an den Lebensraum Tiefsee und nicht phylogenetisch begründet. Die anterioren Speicheldrüsen

können nicht gewertet werden, da der Zustand bei *Abyssochrysos* unbekannt ist und darauf zurückzuführen ist, dass der Computer für Merkmale, die mit "?" kodiert sind, den hypothetischen Zustand annimmt, der aus der Berechnung mit den übrigen Merkmalen am sparsamsten ist. Es bleiben die breiten Marginalzähne, die zunächst als konvergenzverdächtiges Merkmal erscheinen, aber bei den hier untersuchten Taxa nur noch bei den Viviparidae auftreten.

Für die [Truncatelloidea, Littorinoidea] und Provannidae sind die Synapomorphien ebenfalls nicht sehr überzeugend. Das Auftreten von PI und PII sowie ein papillenfreier Mantelrand treten hier rein rechnerisch als Synapomorphien auf, da *Abyssochrysos* in diesem Fall basal zu den [[Truncatelloidea, Littorinoidea], Provannidae] steht und Mantelpapillen besitzt, aber keinen PII zeigt. Ersteres ist kein geeignetes Merkmal (s. Diskussion Weichkörpermerkmale) zur phylogenetischen Rekonstruktion und ein Wiederauftreten des PII nach vorheriger Reduktion ist sehr unwahrscheinlich. Das Fehlen von PII gilt als abgeleitet (s. Diskussion Schalenmerkmale). Als mögliche Synapomorphie bleibt ein breiter medianer Ausläufer an der Rhachiszahnbasis, der dann bei den Littorinoidea und einigen Provannidae konvergent schmaler und länger wird. Bei *Abyssochrysos* fehlt ein Ausläufer.

Keine der beiden Möglichkeiten erscheint hier als ausreichend gestützt, um eine Bevorzugung einer Hypothese zu rechtfertigen. Sowohl der Ursprung der Loxonematoidea, zu denen *Abyssochrysos* gerechnet wird, als auch der Ursprung eines Vorfahren der Truncatelloidea und Littorinoidea wird auf das frühe Mesozoikum datiert (HOUBRICK 1979, PONDER 1988, KOWALKE 1998), beide Gruppen sind also sehr alt. Es könnte daher in kurzer Zeit zu einer Aufspaltung in die drei Taxa gekommen sein, die aufgrund der langen jeweiligen Evolutionswege heute nicht mehr eindeutig zu rekonstruieren sind.

10. BIOGEOGRAPHIE DER PROVANNIDAE

Alle Provannidae leben an hydrothermalen Systemen der Tiefsee, wobei *Alviniconcha*, *Ifremeria* und *Desbruyeresia* ausschließlich an "hot vents" vorkommen, einige *Provanna*-Arten dagegen auch an "cold seeps" und auf sinkendem Treibholz gefunden wurden. Auch beschränkt sich das Vorkommen der ersten drei Gattungen auf die Quellen des West- und Südwestpazifiks, während *Provanna* an hydrothermalen Systemen im gesamten Pazifik und im Golf von Mexico zu finden ist. In den vorläufigen Berichten zur Fauna des Central Indian Ridges wird von VAN DOVER et al. (2001) und HASHIMOTO et al. (2001) von Funden der Gattungen *Alviniconcha*, *Desbruyeresia* und *Provanna* berichtet. Da die ersten Autoren von *Desbruyeresia* berichten, die zweiten von *Provanna*, ist nicht auszuschließen, dass es sich in einem Fall um eine Fehlbestimmung handelt, da die Schalen sehr ähnlich sind.

Am Mittelatlantischen Rücken fehlen die Provannidae, solange die Position von *Laeviphipus* innerhalb der Provannidae (s. morphologische Analyse) nicht durch weitere Befunde unterstützt wird. In Abb. 1 sind die mittelozeanischen Rücken und Back-Arc Spreizungszonen mit den bisher untersuchten hydrothermalen Systemen dargestellt, das genaue Vorkommen der einzelnen Arten ist in Tabelle 9 aufgelistet und die Verteilung der Gattungen zeigt Abb. 22.

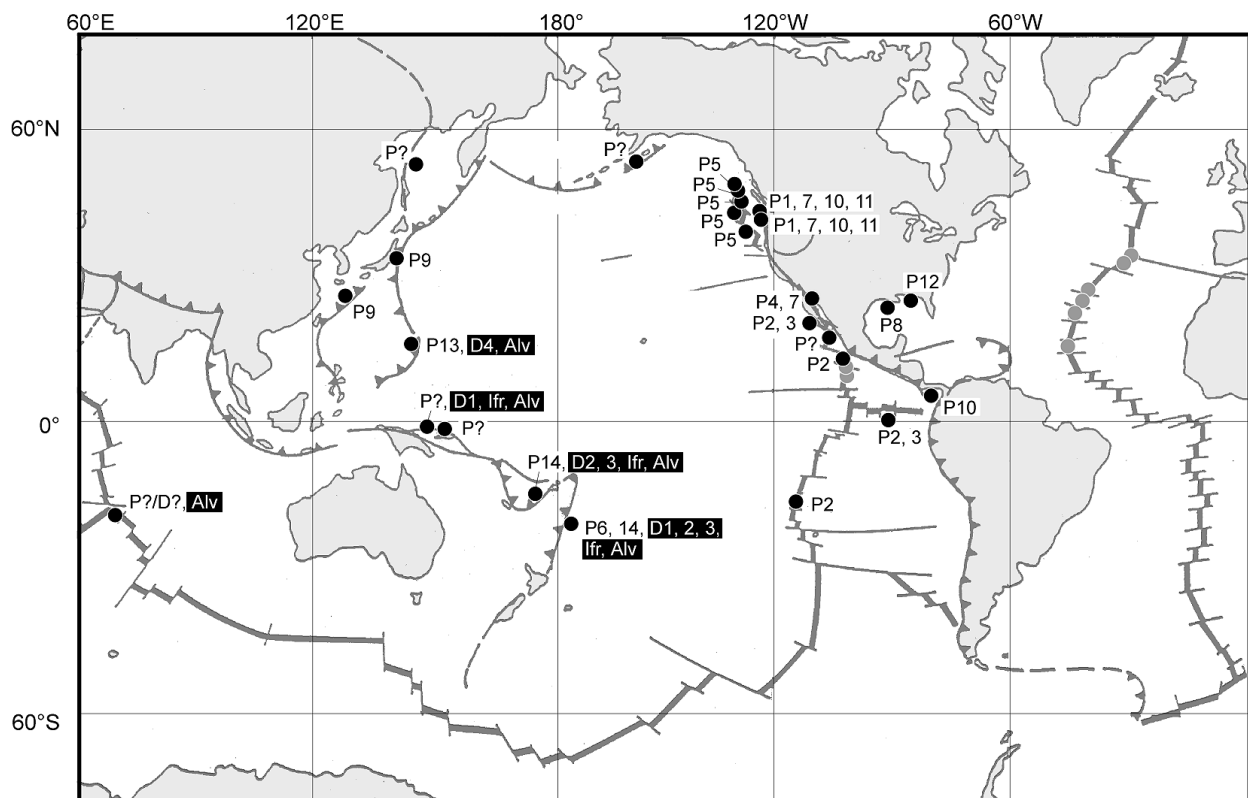


Abb. 22: Verbreitung der Provannidae. P1-P14: *Provanna*, **D1-D4**: *Desbruyeresia*, **Alv**: *Alviniconcha*, **Ifre**: *Ifremeria*. Die Nummerierung der Arten entspricht der in Tabelle 9. P10-P12 mit reduziertem, P13, P14 mit breitem Rhachiszahn. D?, P?: unsichere bzw. unbestimmte Vorkommen.

Die für die gesamte hydrothermale Fauna bekannten biogeographischen Provinzen (TUNNICLIFFE & FOWLER 1996, TUNNICLIFFE et al. 1998, VAN DOVER et al. 2002), lassen sich auch im Verbreitungsmuster der Provannidae wiederfinden (s. Abb. 22). Neben dem Fehlen von *Ifremeria*, *Alviniconcha* und *Desbruyeresia* im Ostpazifik, gibt es auch bei *Provanna* keine Art, die in mehreren Provinzen gleichzeitig vorkommt. Eine Ausnahme würde das Exemplar aus dem Okhotskischen Meer (Derjugin Basin) darstellen, wenn sich dessen Zugehörigkeit zu *P. lomana* bestätigen sollte. Sie würde dann einen Hinweis auf eine Verbindung von nordostpazifischen Rücken und westpazifischen Back-Arc Basins geben. Die Entfernung zu den bisher bekannten Vorkommen dieser Art (nördlichste Verbreitung am Oregon Margin) spricht allerdings dagegen. Auch fehlen weitere Informationen zum Derjugin Basin (z.B. Lebensraum, weitere Faunenbestandteile), die Aufschluss geben könnten.

Insgesamt gibt es an den westpazifischen Spreizungszonen vier *Provanna*-Arten, zählt man die unbestimmte Art aus dem Okhotskischen Meer und eine weitere nicht zu bestimmende Art vom Edison Seamount (WARÉN & BOUCHET 2001, "*P. spec. 1*") dazu, sind es maximal sechs Arten. Am Ostpazifischen Rücken mit Galapagos Spreading Center und Juan de Fuca Ridge kommen insgesamt acht, mit zwei weiteren nicht bestimmbar Arten (WARÉN & BOUCHET 2001, "*P. spec. 2*"-Aleutian Trench, "*P. spec. 3*"- Jalisco Block) maximal zehn *Provanna*-Arten vor. Im Golf von Mexico (Florida Escarpment, Louisiana Slope) gibt es zwei Arten.

Im Ostpazifik ist die Gesamtartenzahl höher und es kommen dort auch häufiger mehrere Arten sympatrisch vor (z.B. *P. pacifica*, *P. lomana*, *P. macleani* am Oregon Margin; *P. laevis* und *P. goniata* im Guaymas Basin). Im Westpazifik sind dagegen nur im Lau Basin zwei Arten zu finden (*P. segonzaci* und *P. buccinoides*). An den übrigen westpazifischen Quellenfeldern kommt jeweils nur eine Art vor.

Von den drei anderen Gattungen ist *Alviniconcha* am weitesten verbreitet (Mariana Basin, Manus Basin, Fiji Basin, Lau Basin und Central Indian Ridge). Dabei handelt es sich bei den Tieren des Central Indian Ridges voraussichtlich um eine andere Art als *A. hessleri*, wie erste genetische Vergleiche mit Exemplaren des Mariana Basins ergeben haben (VAN DOVER ET AL. 2001). Auch scheint es sich bei den Endosymbionten hauptsächlich um Methanoxidierer (VANDOVER ET AL. 2001), und nicht um hauptsächlich Schwefeloxidierer wie bei den Exemplaren aus dem Mariana Basin (STEIN et al. 1988, ENDOW & OHTA 1989) oder Manus Basin (BECK et al. 2000) zu handeln. Populationsgenetische Untersuchungen (mitochondriale Gene für Cytochrom Oxidase I) an *Alviniconcha* von KOJIMA et al. (1998, 2001) legen nahe, dass es sich bei den Exemplaren aus dem Manus und Fiji Basin um eine, aber von *A. hessleri* aus dem Mariana Basin unterschiedliche Art handelt. Innerhalb des Fiji Basins konnten sie noch eine weitere *Alviniconcha*-Art feststellen.

DENIS et al. (1993) haben Allozym-Untersuchungen an *Alviniconcha*-Exemplaren des Lau und Fiji Basins durchgeführt und schließen auch dort einen Genfluss aus und plädieren für getrennte Arten. Erstaunlich ist, dass es sich danach bei den Exemplaren aus dem Fiji Basin und dem 2400km entfernt liegenden Manus Basin um die gleiche Art, bei den nur 1000km voneinander

entfernt liegenden Lau und Fiji Basins aber um zwei Arten handeln soll. Selbst wenn man das Woodlark Basin, das zwischen Manus und Fiji Basin liegt (850km vom Manus Basin entfernt) als möglichen Trittstein der Ausbreitung betrachtet, scheint die Entfernung alleine kein eindeutiges Indiz für die Aufspaltung in zwei Arten zu sein. So ist das Mariana Basin ca. 1500km vom Manus Basin entfernt (alle Entfernungen nach HESSLER & LONSDALE (1991)). Da DENIS et al. (1993) keine Exemplare des Mariana und Manus Basins mituntersucht haben und KOJIMA et al. (2001) keine Exemplare aus dem Lau-Basin einbezogen haben, ist eine gemeinsame Interpretation beider Arbeiten nicht möglich. Der Nachweis eines Genflusses zwischen Populationen der Muschel *Bathymodiolus* aus dem Lau und Fiji Basin (MORAGA et al. 1994) zeigt, dass ein Vergleich mit anderen Taxa nicht ohne weiteres möglich ist, solange nicht detaillierte Angaben über die jeweiligen Ausbreitungsstrategien der Tiere bekannt sind. Auch VRIJENHOEK (1997) hat für verschiedene Taxa unterschiedliche Ausbreitungsmodi ("island model" und "isolation by distance") festgestellt, die sogar innerhalb einer Gattung auftreten können, so wahrscheinlich bei den Napfschnecken *Lepetodrilus elevatus* und *Lepetodrilus galriftensis* (ursprünglich als Unterarten von *L. elevatus* beschrieben (MCLEAN 1988a)).

Eine weitere populationsgenetische Untersuchung an *Ifremeria*-Exemplaren aus dem Fiji und dem Manus Basin (KOJIMA et al. 2000) kommt zu dem Ergebnis, dass es sich hier, anders als bei *Alviniconcha*, wahrscheinlich um zwei verschiedene Arten handelt. Exemplare aus dem Lau Basin wurden nicht mituntersucht. Im Gegensatz zu *Alviniconcha* kommt *Ifremeria* nicht im Mariana Basin und am Central Indian Ridge vor. Die eingeschränkte Verbreitung von *Ifremeria* könnte sich auf eine schlechtere Ausbreitungskapazität der Larven zurückführen lassen, die aber leider unbekannt sind. Die Protoconchstruktur von *Alviniconcha* deutet auf planktotrophe Entwicklung der Larven hin, denen eine längere Larvallebensdauer und damit eine größere Ausbreitungskapazität zugesprochen wird (TURNER et al. 1985, LUTZ et al. 1986).

Da sich sowohl für *Alviniconcha* als auch für *Ifremeria* bislang keine morphologischen Belege für eine Unterteilung in mehrere Arten finden lassen, scheint es hier gerechtfertigt zu sein, weiterhin bei allen westpazifischen Fundorten von *A. hessleri* bzw. *I. nautiliei* zu sprechen.

Desbruyeresia umfasst vier rezente Arten, die an den südwestpazifischen Quellenfeldern vorkommen und eventuell eine unbeschriebene Art am Central Indian Ridge (s.o.). Von den vier Arten kommen *D. melanioides*, *D. cancellata* und *D. spinosa* im Lau Basin vor, *D. cancellata* und *D. spinosa* sind außerdem im Fiji Basin zu finden, während *D. melanioides* auch im Manus Basin gefunden wurde. HASEGAWA et al. (1997) berichten von einem Einzelexemplar aus dem Mariana Basin, das *D. spinosa* ähnlich ist, aber nicht genau zugeordnet werden kann.

Betrachtet man die Diversität der Provanniden auf Gattungsniveau, ist sie im Westpazifik höher, betrachtet man die Arten innerhalb der Gattung *Provanna*, ist die Diversität im Ostpazifik höher. Es ist daher schwer, für die Provannidae nach der Theorie des Ursprungs am Ort der höchsten Diversität vorzugehen (BROWN & LOMOLINO 1998, Kapitel 12). Nach HENNIGS Progressionsregel (HENNIG 1966) finden sich die Taxa am entferntesten vom Ursprungsort, die die am stärksten abgeleiteten Merkmale zeigen, da die Selektion neuer Merkmale in neu besiedelten

Arealen begünstigt wird. Dies würde ausgehend von den auf den morphologischen Ergebnissen, besonders der Radulauntersuchung beruhenden phylogenetischen Hypothesen, für einen Ursprung der Provannidae in den südwestpazifischen Quellenfeldern sprechen.

Dort ist es sehr früh bei einem gemeinsamen Vorfahren, der bereits an das Milieu der hydrothermalen Quellen angepasst war, zu einer Aufspaltung in die vier Gattungen gekommen. *Provanna* als am stärksten abgeleitetes Taxon hat dann von dort aus den Ostpazifik besiedelt und dort eine Radiation erfahren. Da anzunehmen ist, dass die Ausbreitung hydrothermaler Tiere entlang mittelozeanischer Rücken verläuft (TUNNICLIFFE & FOWLER 1996) und rezent eine deutliche Trennung von ost- und westpazifischen Quellenfaunen zu beobachten ist, ist es denkbar, dass *Provanna* über den bis vor 43 Mio. Jahren existierenden transpazifischen Kula Ridge (HESSLER & LONSDALE 1991) die ostpazifischen Quellenfelder besiedelt hat. Noch bevor der Isthmus von Panama vor ca. 10 Mio. Jahren geschlossen war, wurden von dort die cold seeps im Golf von Mexico besiedelt. Wenn der reduzierte Rhachiszahn bei *Provanna* nur einmal entstanden ist, geschah diese Besiedlung zweimal unabhängig (*P. admetoides* von einem Vorfahren mit reduziertem Rhachiszahn, *P. sculpta* von einem Vorfahren mit voll ausgebildetem Rhachiszahn).

Eine Verbindung zu den Rücken des Indischen Ozeans hat bis vor 56 Mio. Jahren über das nördlich von Australien und Neu Guinea gelegene Corel Sea Rückensystem bestanden (HESSLER & LONSDALE 1991). Ob und in welche Richtung *Alviniconcha* dieses als Trittstein in der Ausbreitung zwischen Indik und Westpazifik genutzt hat, kann nicht beantwortet werden. Sollte dies der Fall sein, wäre *Alviniconcha* eine sehr alte Gattung, die lange unverändert geblieben ist, was für eine stabilisierende Selektion an den "hot vents" sprechen würde. Die Fauna des Central Indian Ridges zeigt sowohl Übereinstimmungen zum Mittelatlantischen Rücken als auch zum Westpazifik, wobei die Affinitäten zum Westpazifik größer sind (VAN DOVER et al. 2001). Über die Interpretation dieser "Mischfauna" herrscht zur Zeit noch Unklarheit (VAN DOVER et al. 2002).

Eine weitere Erklärung für die im Vergleich mit den anderen Provanniden weite Verbreitung von *Provanna* könnte die Tatsache sein, dass diese Gattung nicht so stark an den Lebensraum der "hot vents" angepasst ist, so dass sie auch an "cold seeps" und anderen reduzierenden Lebensräumen existieren kann und somit nicht ausschließlich auf "hot vents" als "stepping stones" angewiesen ist. Das Vorhandensein von Bakterien in Kiementaschen neben den Nahrungspartikeln im Magendarmtrakt spiegelt die Fähigkeit zur Nutzung verschiedener Nahrungsressourcen wieder. Anders ist dies bei *Alviniconcha* und *Ifremeria*, die beide durch die Ausbildung einer Endocytosymbiose wesentlich stärker von den hydrothermalen Fluiden abhängig sind. Für den Röhrenwurm *Riftia pachyptila* und den Polychaeten *Alvinella pompejana* konnte gezeigt werden, dass das Vorkommen dieser ebenfalls Endocytosymbionten beherbergenden Arten abhängig von der Form des verfügbaren Schwefels ist, die wiederum durch die Reaktion der hydrothermalen Fluide mit dem umgebenen Seewasser beeinflusst wird (LUTHER et al. 2001) und somit die Auswahl möglicher Lebensräume einschränkt. Dagegen

würde die Tatsache sprechen, dass *Alviniconcha* und *Ifremeria* sowohl Methan- als auch Schwefeloxidierer in der Kieme beherbergen und somit je nach chemischer Zusammensetzung der Fluide die Anzahl der einen oder anderen Symbionten erhöht werden kann.

Neben der Abhängigkeit vom Chemismus könnte das begrenzte Vorkommen dieser beiden Arten auch darauf zurückzuführen sein, dass die Nische, die sie besetzen (Massenvorkommen direkt auf den Rauchern, bzw. an den Austrittsstellen des Hydrothermalwassers (OKUTANI & OHTA 1988, TUFAR 1990, BECK 1991) an den Quellen des Ostpazifischen Rückens bereits von den Riesenmuscheln (*Calypptogena*) und Röhrenwürmern (*Riftia*) besetzt waren.

Die fossilen Arten *P. antiqua* und *D. antiqua* passen unterschiedlich gut in das Bild der rezenten Verbreitung. *P. antiqua* hat eine sehr variable Schalensculptur (SQUIRES 1995) und ähnelt darin *P. variabilis*, die am Juan de Fuca Ridge vorkommt. *P. antiqua* stammt aus einer chemosynthetischen Gemeinschaft des oberen Eozän/Oligozän (vor ca. 40 Mio. Jahren) im Nordwesten Washingtons (GOEDERT & CAMPBELL 1995), also dem Bereich der Nordamerikanischen Platte, der sich vor ca. 35 Mio. Jahren (TUNNICLIFFE 1988) über den Ostpazifischen Rücken geschoben hat und so die Verbindung des Juan de Fuca Ridges mit dem Ostpazifischen Rücken unterbrochen hat. Es ist also gut vorstellbar, dass *P. antiqua* ein direkter Vorfahre von *P. variabilis* ist. Des weiteren weist dieser Fossilfund darauf hin, dass die Gattung bereits seit dem Eozän fast unverändert in dieser Region vorkommt. Ebenfalls aus eozänen "cold seep" Karbonaten des westlichen Washingtons ist eine Art der Gattung *Abyssochrysos* beschrieben worden (GOEDERT & KALER 1996), die rezent nicht an "seeps" oder "vents" vorkommt und größer (bis 90mm Schalenhöhe) als die rezenten Arten (ca. 15mm bis max. 57mm) ist (BOUCHET 1991, KILLEEN & OLIVER 2000). Weitere fossile Funde von *Abyssochrysos* und nicht näher genannten Vertretern der Provannidae sollen in fossilen "cold seeps" Kaliforniens aus der Zeit des späten Jura/ der frühen Kreide vorkommen (CAMPBELL, persönliche Mitteilung in: WARÉN & BOUCHET 2001). Diese Funde sind zum einen von Interesse, da *Abyssochrysos* eine mögliche Schwestergruppe der Provannidae darstellt, zum anderen, da sie auf einen Ursprung der Provannidae im Jura hindeuten. Es bleibt aber zu beachten, dass die *Abyssochrysos*-Fossilien nicht gut erhalten sind und keine Angaben zur Protoconchstruktur vorliegen. An weiteren, z.T. noch älteren fossilen "hot vent" Gemeinschaften gibt es bisher keine Nachweise von Provanniden oder ähnlichen Gastropoden (Silur, LITTLE et al. 1997, frühes Jura, LITTLE et al. 1999).

D. antiqua stammt aus Sedimenten in Nordostspanien (Campan, obere Kreide, vor ca. 80 Mio. Jahren), die keinen Hinweis auf chemosynthetische Gemeinschaften zeigen (BANDEL & KIEL 2000). Eine Verbindung zu ozeanischen Rücken könnte in dieser Zeit zum sich gerade bildenden Mittelatlantischen Rücken bestanden haben, an dem rezent aber keine Vertreter der Provannidae zu finden sind. Eine weitere Möglichkeit wäre eine Verbindung über die Tethys zu den Rückensystemen des Indischen Ozeans. Dies würde gestützt durch das eventuelle Vorkommen von *Desbruyeresia* am Central Indian Ridge. Da angenommen werden muss, dass ein gemeinsamer Vorfahre der Provannidae mindestens Präadaptationen wenn nicht schon

Anpassungen an den Lebensraum der hydrothermalen Systeme gehabt hat, ist der fehlende Hinweis auf einen solchen Lebensraum bei *D. antiqua* schwer zu interpretieren und es bleibt fraglich, ob es sich bei diesem Fossil wirklich um diese Gattung handelt. Auch die übrigen Gastropoden dieses Fundorts können nicht mit rezenten Vertretern chemosynthetischer Lebensgemeinschaften in Verbindung gebracht werden.

Tabelle 9. Verbreitung und Lebensraum der Provannidae nach Angaben in WARÉN & BOUCHET (2001) und eigenen Ergebnissen. Die Nummerierung entspricht der in Abb. 22 verwendeten. P10-P12 mit reduziertem, P13, P14 mit breitem Rhachiszahn. EPR: East Pacific Rise, JdFR: Juan de Fuca Ridge.

Nr.	Art	Typus Lokalität	weitere Nachweise	Lebensraum
P1	<i>Provanna lomana</i>	off Point Loma, San Diego, 1183m	off Point Dume, 463m, Oregon Margin, Cascadia subduction zone	"cold seep"
P2	<i>P. ios</i>	EPR 13°N; 12°49 N - 103°56 W, 2620m	Galapagos, EPR 21°N, EPR 17°S	"hot vent"
P3	<i>P. muricata</i>	Galapagos, Rose Garden; 00°48 N - 86°13 W, 2450m	Galapagos, EPR 21°N	"hot vent"
P4	<i>P. goniata</i>	Guaymas Basin, 27°00 N - 111°24 W, 2020m	Guaymas Basin	"cold seep"
P5	<i>P. variabilis</i>	JdFR, Endeavour Segment; 47°57 N - 129° 04 W, 2212m	JdFR: Axial Seamount, Explorer Ridge, Gorda Ridge, Middle Valley	"hot vent"
P6	<i>P. segonzaci</i>	Lau Basin, Hine Hina, 22°32 S - 176°43 W, 1900m	Lau Basin	"hot vent"
P7	<i>P. laevis</i>	Guaymas Basin, 27°00 N - 111°24 W, 2004m	Oregon Margin, Cascadia subduction zone	"cold seep"
P8	<i>P. sculpta</i>	Gulf of Mexico, Bush Hill, 27°46 N - 90°30W, 576m	Louisiana Slope	"cold seep"
P9	<i>P. glabra</i>	keine Stationsnummer für Holotyp angegeben. Sagami Bay, off Hatsushima, 35°00 N - 139°13 E, 1110 - 1200m	Okinawa Basin	"cold seep" "hot vent"
P10	<i>P. pacifica</i>	Gulf of Panama, 7°05 N - 79°40 W, 2311m	Oregon Margin, Cascadia subduction zone	"cold seep" auf Totholz
P11	<i>P. macleani</i>	off Oregon, Cascadian Plain, off Cape Foulweather; 44°52 N - 126°40 W, 2713m	Oregon margin, Cascadia subduction zone	"cold seep" auf Totholz
P12	<i>P. admetoides</i>	west of St. Petersburg, Florida Escarpment, 28°07 N - 85°51 W, 624 - 631m		"cold seep"

Fortsetzung Tabelle 9: Verbreitung und Lebensraum der Provannidae nach Angaben in WARÉN & BOUCHET (2001) und eigenen Ergebnissen. Die Nummerierung entspricht der in Abb. 22 verwendeten. P10-P12 mit reduziertem, P13, P14 mit breitem Rhachiszahn. EPR: East Pacific Rise, JdFR: Juan de Fuca Ridge.

Nr.	Art	Typus Lokalität	weitere Nachweise	Lebensraum
P13	<i>P. nassariaeformis</i>	Mariana Trough, "snail pit" site, 18°10 N – 144°43 E, 3670 - 3680m		"hot vent"
P14	<i>P. buccinoides</i>	Lau Basin, Hine Hina, 22°32 S - 176°43 W, 1900m	Lau Basin, Fiji Basin	"hot vent"
	† <i>P. antiqua</i>	upper part of Lincoln Creek formation, upper Oligocene + Eocene rocks, Limestone, Washington, 47°16 N - 123°31 W		
D1	<i>Desbruyeresia melanioides</i>	Lau Basin, Hine Hina, 22°32 S - 176°43 W, 1900m	Manus Basin	"hot vent"
D2	<i>D. cancellata</i>	Lau Basin, Vai Lili, 22°13 S - 176° 36 W, 1750m	Off Fiji, Fiji Basin, Lau Basin	"hot vent"
D3	<i>D. spinosa</i>	North Fiji Basin, "la Dame blanche" 16°59 S - 173°55 E, 2000m	Fiji Basin, Lau Basin, evtl. Mariana Basin	"hot vent"
D4	<i>D. marianaensis</i>	Mariana Trough, "snail pit" site, 18°10 N - 144°43 E, 3670 - 3680m		"hot vent"
	† <i>D. antiqua</i>	Campan (obere Kreide) des Pumanous Olistostrom Torallolas, Nord-Ost Spanien		
	<i>Alviniconcha</i>	Mariana Trough, keine Stationsnr. für Holotyp angegeben, 3630 - 3680m	Mariana Basin, Fiji Basin, Lau Basin, Manus Basin, Central Indian Ridge	"hot vent"
	<i>Ifremeria</i>	Lau Basin, Vailili, 23°13 S - 176°38 W, 1750m	Fiji Basin, Lau Basin, Manus Basin	"hot vent"

11. SYSTEMATISCHE STELLUNG DER PROVANNIDAE

Die morphologischen Analysen haben eindeutig ergeben, dass die Zusammenfassung der Gattungen *Alviniconcha*, *Ifremeria*, *Provanna* und *Desbruyeresia* in die von WARÉN & PONDER (1991) zunächst nur für die Gattung *Provanna* errichtete Familie Provannidae durch eine Zahl von Synapomorphien gestützt ist (laterale Epipodialfurche, cancellate Protoconchskulptur, breite Marginalzähne mit relativ geradem Schaber mit vielen Dentikeln, die sich mindestens am inneren Marginalzahn an der Außenkante nach unten ziehen, Oberkante des Rhachiszahnschabers eingebuchtet). Nach Protoconch- und Radulamerkmale muss außerdem die Gattung *Laeviphitus* zu dieser Familie gerechnet werden, es fehlen bisher aber bestätigende Kenntnisse zur Weichkörpermorphologie.

Nach den molekularen Analysen erscheinen die Provannidae nicht monophyletisch. Wie die MP-Analyse mit "topological constraint" jedoch gezeigt hat, widersprechen sie einer Monophylie auch nicht. Da *Alviniconcha* und *Provanna* in den Analysen des Fragments A ein gut gestütztes Monophylum bilden, aber *Ifremeria* näher verwandt mit *Alviniconcha* ist, ist die separate Stellung von *Ifremeria* wahrscheinlich methodisch bedingt.

Sowohl die molekularen, als auch die morphologischen Untersuchungen haben keine eindeutige Zuordnung der Provannidae zu einer bekannten Überfamilie ergeben. Die von BANDEL & KIEL (2000) und WARÉN & BOUCHET (1986) angenommene Zugehörigkeit zu den Cerithioidea, die für *Olgaconcha* (= *Ifremeria*) neben den Architaenioglossa auch von BECK (1991) diskutiert wurde, wird durch beide Untersuchungen ausgeschlossen. BANDEL & KIEL (2000) begründen ihre Auffassung mit der Ähnlichkeit der Radula von *Desbruyeresia* mit der von *Modulus* und *Angiola*, beides Cerithioidea. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich aber, dass letztere Dentikel am Rhachiszahnschaft besitzt und erstere neben einer nach unten schmal zulaufenden Rhachiszahnbasis auch zu den Provannidae unterschiedliche Lateral- und Marginalzähne zeigt.

Auch die Trichotropidae (Calyptraeoidea), zu denen DALL (1908, 1918) die von ihm beschriebenen Exemplare stellte und die später von OKUTANI & OHTA (1988) als Familie für *Alviniconcha* diskutiert wurden, können ausgeschlossen werden.

Vielmehr geht aus den hier durchgeführten Analysen hervor, dass die Provannidae an der Basis der Hypsogastropoda stehen, also eindeutig zu den "Neotaenioglossa" zu rechnen sind. Dort kommen entweder die Littorinoidea oder *Abyssochrysos* als Schwestergruppe der Provannidae in Frage. Die erste Möglichkeit hat HEALY (1990) aufgrund der Spermienstruktur für *Provanna* und später (1992) auch für *Alviniconcha* bereits vorgeschlagen. Auch WARÉN & BOUCHET (1989) verweisen auf die Littorinoidea, stellen aber, nachdem dies für die Provannidae von WARÉN & PONDER (1991) vorgeschlagen wurde, (1993) die gesamte Familie zu den Loxonematoidea. Diese Zuordnung wird zum einen mit Ähnlichkeiten zu den Abyssochrysidae (z.B. Pallialtentakel) begründet, die zu den sonst rein fossilen Loxonematoidea gestellt werden (HOUBRICK 1979, KILLEEN & OLIVER 2000), zum anderen wird sie mit der Ähnlichkeit des

Protoconchs von *Alviniconcha* zu dem der fossilen Pseudozygopleuridae (WARÉN & BOUCHET 1993), die bislang den Loxonematoidea zugeordnet wurden, begründet. Die Ähnlichkeit der Larvialschalen besteht zwar, aber die mesozoischen Pseudozygopleuridae sind nach BANDEL & KIEL (2000) nicht den Loxonematoidea zuzuordnen, sondern stellen vielmehr die Schwestergruppe der Ptenoglossa dar (NÜTZEL 1997). Sie kommen daher als Schwestergruppe der neotaeniogloss organisierten Provannidae nicht in Frage. Die verwandtschaftliche Nähe zu der monogenerischen Familie Abyssochrysidae konnte aber bestätigt werden, nur bleibt fraglich, ob die Zuordnung dieser Familie zu den Loxonematoidea richtig ist. Die fossilen Loxonematoidea sind aus dem Paläo- und Mesozoikum beschrieben und sollen vor dem Tertiär endgültig ausgestorben sein (KNIGHT et al. 1960). Außerdem stellen sie nach BANDEL (1991b) eine polyphyletische Gruppe dar, deren Vertreter in der Regel einen Protoconch mit mehreren Windungen zeigen. *Abyssochrysos* besitzt aber einen Protoconch aus nur einer glatten Windung. Die auffälligen Ähnlichkeiten der Adultschalen müssen daher als Konvergenz betrachtet werden und führen zu dem Schluss, dass die Abyssochrysidae nicht den Loxonematoidea zugeordnet werden sollten. Auch PONDER & WARÉN (1988) fordern eine Überprüfung dieser Zuordnung, sehen aber die Alternative in den Cerithioidea, die aber aufgrund der Spermienstruktur eindeutig ausgeschlossen werden können. Der Besitz der aflagellaten Paraspermatozoa (HEALY 1989) spricht vielmehr für eine Verwandtschaft mit den Littorinoidea.

Eine Zuordnung der Provannidae zu den Loxonematoidea (BOUCHET & WARÉN 1991, WARÉN & PONDER 1991, WARÉN & BOUCHET 1993) wird daher abgelehnt. Es ist vielmehr anzunehmen, dass sowohl die Abyssochrysidae als auch die Provannidae einen gemeinsamen Vorfahren mit den [Littorinoidea, Truncatelloidea] haben, der sich durch den Besitz aflagellater Paraspermatozoa auszeichnet, die in der Linie der Truncatelloidea sekundär reduziert wurden. Ob die Provannidae dabei die Schwestergruppe der Abyssochrysidae oder der Littorinoidea darstellen, kann hier nicht geklärt werden. Der Pallialtentakel, der bei *Abyssochrysos* und bei *Provanna* zu finden ist, wird von WARÉN & BOUCHET (1993) als Sympleisiomorphie beurteilt, was sich auch mit den verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Familie deckt. Für die Littorinoidea würde der mediane Ausläufer an der Rhachiszahnschaftbasis sprechen. Dieser Ausläufer ist sowohl bei den Littorinoidea und Truncatelloidea, als auch bei den Provannidae zu finden und könnte daher ein Merkmal eines gemeinsamen Vorfahren darstellen.

Danach sind die Abyssochrysidae und auch die Provannidae eine basale Abzweigung der Littorinoidea. Sie könnten als sehr ursprüngliche Familien innerhalb der Littorinoidea betrachtet werden. Der lange eigenständige Evolutionsweg, auf dem beide Taxa eine Reihe eigener Merkmale erworben haben und die durch die vorliegende Untersuchung gestützte Annahme, dass die Abtrennung bereits vor der Aufspaltung in die Truncatelloidea und Littorinoidea erfolgte, würde aber eher für die Errichtung jeweils eigener Überfamilien sprechen.

Das sich daraus ergebende Szenario ist in Abb. 23 dargestellt. Als ursprünglichstes Taxon der monophyletischen Caenogastropoda zweigen die Architaenioglossa ab. Es folgen die ebenfalls ursprünglichen Cerithioidea und Campaniloidea, denen sich die monophyletischen

Hypsogastropoda anschließen, deren ursprünglichstes Taxon aus den Littorinoidea, Truncatelloidea, Abysochrysidae und Provannidae besteht. Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb dieses basalen Taxons konnten aber nicht zufriedenstellend aufgelöst werden. Dieses Bild passt zum Fossilbericht, nachdem die Architaenioglossa bereits im Paläozoikum auftreten (KOWALKE 1998) und die Cerithioidea nach KNIGHT et al. (1960) seit dem Devon belegt sind. Das Auftreten der Truncatelloidea (=Rissoacea) wird bei KNIGHT et al. (1960) auf das Perm datiert, nach KOWALKE (1998) ist ein gesicherter Nachweis aber erst im Jura belegt. Die Littorinoidea sind seit der Trias bekannt, so dass der Ursprung des Taxons [Provannidae, Abysochrysidae, [Littorinoidea, Truncatelloidea]] im frühen Mesozoikum liegt, in dem es zu einer Radiation der Caenogastropoden gekommen ist. Nach KOWALKE (1989) sind die fossilen Taxa der Cerithiimorpha und Littorinimorpha der frühen Trias noch nicht eindeutig zu trennen, die Vertreter der späten Trias lassen sich dann aber bereits zuordnen. Auch NÜTZEL (1997) weist darauf hin, dass die Caenogastropoden bereits in der Trias und im Jura eine erstaunliche Diversität aufweisen.

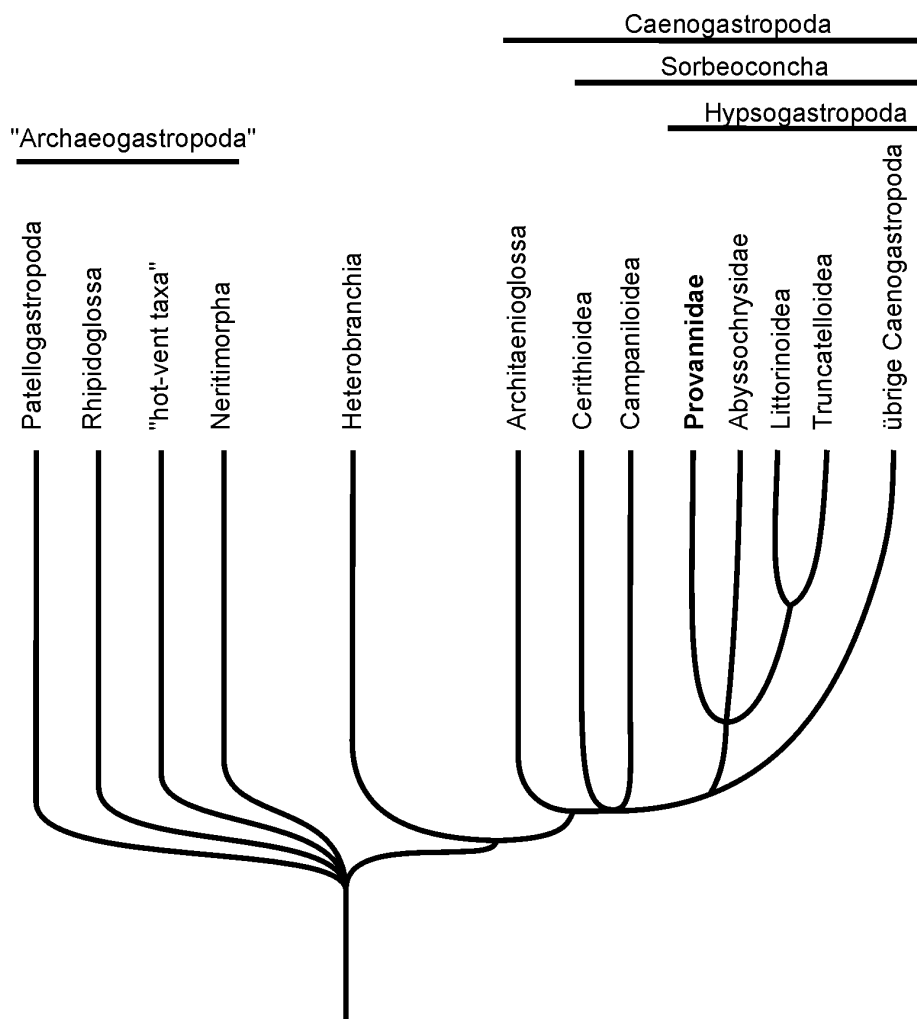


Abb. 23: Systematische Position der Provannidae und Beziehungen zu den basalen Caenogastropoda.

Die in relativ kurzer Zeit verlaufende Radiation, die zudem ca. 200 bis 250 Millionen Jahre zurückliegt, könnte auch der Grund sein, warum sich die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser basalen Taxa nicht gut auflösen lassen. Die Synapomorphien der jeweiligen Schwestertaxa sind in relativ kurzer Zeit entstanden, dann aber in der nachfolgenden Zeit von neuen Merkmalen überdeckt worden, so dass sie heute sowohl morphologisch als auch auf molekularer Ebene nicht mehr festzustellen sind. Es besteht hier das grundsätzliche Problem, dass für basale Taxa, die eine Vielzahl von Plesiomorphien neben einigen Autapomorphien aufweisen, keine Synapomorphien gefunden werden können.

Es ist also für die Provannidae ein mesozoischer Ursprung zu veranschlagen, so dass sie als alte Faunenelemente innerhalb der Hydrothermalfauna anzusehen sind. Dies würde die These von NEWMAN (1985) stützen, nach der die gesamte Fauna der "hot vents" ein Relikt des Paläo- und Mesozoikums ist und der über Jahrmillionen konstant gebliebene Lebensraum der heißen Quellen eine Überlebensmöglichkeit während der großen Massenaussterben dargestellt hat. Diese These bzw. der mesozoische Ursprung vieler Vertreter der Hydrothermalfauna wird von vielen Autoren gestützt (MCLEAN 1988a,b, 1989, 1990a, TUNNICLIFFE 1991, TUNNICLIFFE & FOWLER 1996, TUNNICLIFFE et al. 1998, BECK 1992a, 1993, BECK et al. 1999, MCARTHUR & TUNNICLIFFE 1998), sollte aber für alle Taxa separat geprüft werden, da es auch Beispiele für rezentere Einwanderungen in diese Fauna gibt (z.B. Bresiliidae im Miozän (SHANK et al. 1999)). Auch innerhalb der Gastropoden gibt es sowohl alte als auch rezentere Einwanderer (BECK 1996b, SCHWARZPAUL et al. 2000). WARÉN & BOUCHET (2001) nehmen ebenfalls an, dass es über den gesamten Zeitraum, den dieser Lebensraum existiert, immer wieder zu Einwanderungsereignissen gekommen ist und MCARTHUR & TUNNICLIFFE (1998) verweisen auf neuere Ergebnisse, nach denen während des Mesozoikums und Känozoikums auch in der Tiefsee zeitweise Sauerstoffmangel geherrscht hat.

Dies zeigt, dass neben der taxonomischen Bearbeitung der hydrothermalen Fauna vor allen Dingen phylogenetische, biogeographische und populationsgenetische Untersuchungen möglichst vieler Gruppen notwendig sind, um ein besseres Verständnis der Evolution dieser einzigartigen Fauna zu erhalten.

12. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde die Phylogenie und die systematische Position der hydrothermalen Caenogastropodenfamilie Provannidae WARÉN & PONDER, 1991 mit Hilfe molekularer und morphologischer Daten untersucht. Dazu lagen jeweils 20-25 Exemplare der Gattungen *Alviniconcha* und *Ifremeria* vom Manus Basin (Westpazifik) und ca. 100 Exemplare der Gattung *Provanna* von west- und ostpazifischen Fundorten vor. Das Material entstammt deutschen, amerikanischen und kanadischen Forschungsfahrten. Zusätzlich standen aus dem United States National Museum (Washington) Schalen von elf *Provanna*-Arten, darunter acht Holo- bzw. Paratypen, als Vergleichsmaterial zur Verfügung.

Unbestimmtes Material der Gattung *Provanna* vom Oregon Margin (Ostpazifik) und der benachbarten Cascadia subduction zone wurde taxonomisch überprüft und konnte den Arten *P. macleani*, *P. laevis*, *P. pacifica* und *P. lomana* zugeordnet werden. Die Schalenmerkmale eines Exemplars aus dem Okhotskischen Meer zeigen Ähnlichkeit zu *P. lomana*.

Für die molekularsystematischen Analysen wurde ein ca. 450 bp bzw. ein 1,2 kb langes Fragment der 18S rDNA sequenziert und unter Hinzuziehung von Vergleichssequenzen mit den Methoden Maximum Parsimony, Maximum Likelihood und Neighbour Joining ausgewertet. Es wurden frische bzw. tiefgefrorene, sowie in Alkohol oder in Formol fixierte Tiere verwendet. Die Analyse des kürzeren Fragments umfasste 30 Taxa, davon wurden die Sequenzen von elf Arten in der vorliegenden Arbeit bestimmt. Für das längere Fragment standen Sequenzen von 14 Taxa (davon acht im Rahmen der Arbeit sequenzierte) zur Verfügung. In beiden Fällen wurden Vertreter der Rhipidoglossa und Neritimorpha als Außengruppentaxa eingesetzt. Die Innen-Gruppe wurde durch Vertreter der hauptsächlich basalen Caenogastropoda repräsentiert.

Die Analysen der 18S rDNA ergaben, dass die Caenogastropoda monophyletisch sind. Innerhalb der Caenogastropoda stellen die Cerithioidea ein Monophylum dar, die Gattung *Campanile* steht zwischen den Cerithioidea und Architaenioglossa. Die Schwestergruppe der Provannidae konnte nicht eindeutig ermittelt werden, da mit Hilfe der untersuchten 18S rDNA-Fragmente eine Auflösung der erdgeschichtlich weit zurückliegenden Verzweigungen der basalen Caenogastropoda nicht möglich zu sein scheint. Die systematische Position konnte aber auf eine Stellung innerhalb der neotaenioglossen Sorbeoconcha eingeschränkt werden.

Eine computerkladistische Analyse wurde mit 15 Taxa, basierend auf 51 morphologischen Merkmalen der Schale, des Weichkörpers und der Radula, durchgeführt. Ein Schwerpunkt der Untersuchung lag auf den Radulamerkmalen. Die drei Außengruppentaxa gehören den Architaenioglossa an, als Innengruppentaxa wurden Vertreter der neotaenioglossen Sorbeoconcha ausgewählt.

Nach den morphologischen Untersuchungen können als Schwestergruppe der Provannidae sowohl die Architaenioglossa, als auch die Cerithioidea und Trichotropidae ausgeschlossen werden. Als Adelphotaxon kommen entweder die Aabysochrysidae oder die [Littorinoidea,

Truncatelloidea] in Frage. Zusammen mit diesen beiden Taxa bilden die Provannidae ein Monophylum, das durch das Auftreten von runden, aflagellaten Paraspermatozoa begründet wird. Die internen Verwandtschaftsbeziehungen dieser drei Taxa konnten nicht eindeutig gelöst werden. Da die Stellung der Abysochrysidae innerhalb der Loxonematoidea nach eigenen Untersuchungen angezweifelt wird, müssen auch die Loxonematoidea als mögliche Überfamilie der Provannidae abgelehnt werden. Des weiteren wurden die Cerithioidea und Campaniloidea als basale Überfamilien innerhalb der Sorbeoconcha bestätigt. Die von den Cerithioidea separate Stellung der Campanilidae wird unterstützt.

Die Zusammenfassung der Gattungen *Alviniconcha*, *Ifremeria*, *Provanna* und *Desbruyeresia* in der Familie der Provannidae wird durch die Synapomorphien cancellate Protoconchskulptur, laterale Furche im Epipodium und breite, stark gezähnelte Marginalzähne begründet. Bei den weiteren Merkmalen der Provannidae handelt es sich um Plesiomorphien oder Autapomorphien der einzelnen Gattungen. Nach Schalen- und Radulamerkmale gehört zusätzlich die Gattung *Laeviphitus* den Provannidae und nicht den Elachisinidae an.

Zur Analyse der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Provannidae stellten sich besonders die Radulamerkmale als geeignet heraus. Danach zeigen die beiden Gattungen *Alviniconcha* und *Ifremeria* die ursprünglichen Radulamerkmale, die Gattung *Provanna* die abgeleiteten. Die Radula von *Desbruyeresia* nimmt eine Zwischenstellung ein.

Im Rahmen der Weichkörperuntersuchungen konnten erstmalig Hinweise auf Symbionten in den Kiemen von *Provanna* gefunden werden. Es handelt sich im Gegensatz zur hochentwickelten Endocytosymbiose der Gattungen *Alviniconcha* und *Ifremeria* aber um Ectosymbionten, die sich in taschenartigen Vertiefungen der Kiemenlamellen befinden.

Die Interpretation der Phylogenie innerhalb der Provannidae in Verbindung mit den Verbreitungsdaten der Arten lässt auf einen geographischen Ursprung der Provannidae im Südwestpazifik schließen. Von dort haben sich die Gattungen über bestehende und fossile ozeanische Rückensysteme im gesamten Pazifik ausgebreitet. Vor der Schließung der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika haben zwei *Provanna*-Arten die "cold seeps" im Golf von Mexico besiedelt.

Unter Berücksichtigung des Fossilberichts und der Ergebnisse sowohl der molekularen als auch der morphologischen Analysen ist auf einen mesozoischen Ursprung der Provannidae zu schließen. In diesem Zeitraum ist es innerhalb kurzer Zeit zu einer Radiation der basalen Caenogastropoda gekommen, die sich aufgrund der daraus resultierenden kurz aufeinander folgenden Verzweigungen, gefolgt von langen eigenständigen Evolutionslinien der jeweiligen Taxa sowohl mit molekularen als auch mit morphologischen Methoden nur schwer rekonstruieren lässt.

13. LITERATURVERZEICHNIS

- AKAIKE, H. (1974): A new look at the statistical model identification. - IEEE Trans. Autom. Contr. 19: 716-723.
- ALTSCHUL, S.F., GISH, W., MILLER, W., MYERS, E.W. & LIPMAN, D.J. (1990): Basic local alignment search tool. - J. Mol. Biol. 215: 403-410.
- ALTSCHUL, S.F., MADDEN, T.L., SCHÄFFER, A.A., ZHANG, J., ZHANG, Z., MILLER, W. & LIPMAN, D.J. (1997): Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. - Nucleic Acids Res. 25: 3389-3402.
- ANDREWS, E.B. (1981): Osmoregulation and excretion in prosobranch gastropods. Part 2: Structure in relation to function. - J. moll. Stud. 47: 248-289.
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. - Facies 7: 1-198.
- BANDEL, K. (1984): The radulae of caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda. - Zool. Verh., Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden 214: 1-188.
- BANDEL, K. (1988): Early ontogenetic shell and shell structure as aids to unravel gastropod phylogeny and evolution. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.): Prosobranch Phylogeny - Malacological Review, Suppl. 4: 267-272.
- BANDEL, K. (1991a): Character of a microgastropod fauna from a carbonate sand of Cebu (Philippines). - Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg 71: 441-485.
- BANDEL, K. (1991b): Über triassische "Loxonematoidea" und ihre Beziehungen zu rezenten und paläozoischen Schnecken. - Paläont. Z. 65(3/4): 239-268.
- BANDEL, K. (1993): Caenogastropoda during Mesozoic times. - Scripta Geol., Spec. Iss. 2: 7-56.
- BANDEL, K. & RIEDEL, F. (1994): Classification of fossil and recent Calyptraeoida (Caenogastropoda) with a discussion on neomesogastropod phylogeny. - Berliner geowiss. Abh. E13: 329-367.
- BANDEL, K. & KIEL, S. (2000): Earliest known (Campanian) members of the Vermetidae, Provannidae and Litiopidae (Cerithioidea, Gastropoda), and a discussion of their possible relationships. - Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg 84: 209-218.
- BECK, L.A. (1991): *Olgaconcha tufari* n.gen. et n. sp. - a new mesogastropod (Gastropoda: Prosobranchia) from hydrothermal vents in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 92 B: 277-287.
- BECK, L.A. (1992a): *Symmetromphalus hageni* sp. n., a new neomphalid gastropod (Prosobranchia, Neomphalidae) from hydrothermal vents at the Manus Back-Arc basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 93 B: 243-257.
- BECK, L.A. (1992b): Two neritacean limpets (Gastropoda: Prosobranchia: Neritacea: Phenacolepadidae) from active hydrothermal vents at Hydrothermal Field 1 "Wienerwald" in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua-New Guinea). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 93 B: 259-275.
- BECK, L.A. (1993): Morphological and anatomical studies on a new lepetodrilacean limpet (Gastropoda, Prosobranchia) from hydrothermal vents at the Manus Back- Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95 B: 167-179.

- BECK, L.A. (1994): Anpassungen an hydrothermales Milieu bei Tiefseeschnecken. -Mitt. Dtsch. Malakozoologischen Ges. 54: 1-2.
- BECK, L.A. (1996a): Morphology and anatomy of new species of neolepetopsid, acmeid, fissurellid and pyropeltid limpets from Edison Seamount off Lihir Islands (West Pacific). - Arch. Moll. 125 (1/2): 87-103.
- BECK, L.A. (1996b): Systematic position and relationship of *Phymorhynchus hyfifluxi* n. sp., a further new turrid gastropod species associated with hydrothermal vent sites in the North Fiji Basin. - Arch. Moll. 126(1/2): 109-115.
- BECK, L.A. (2002): *Hirtopelta tufari* sp. n., a new gastropod species from hot vents at the East Pacific Rise (21°S) harbouring endocytosymbiotic bacteria in its gill. - Arch. Moll. 130 (1/2): 249-257.
- BECK, L.A. & SOBJINSKI, K. (1999): Zur Systematik und Phylogenie hydrothermaler Tiefseemollusken. - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 215: 31-41.
- BECK, L.A., SOBJINSKI, K. & SCHWARZPAUL, K. (1999): Neomphalidae, Peltospiridae, and Lepetodrilidae - three relic gastropod families from deep-sea hydrothermal vents. - Zoology 102, Suppl. II.
- BECK, L.A., SOBJINSKI, K. & SCHWARZPAUL, K. (2000): Ecto- and Endosymbiosis in deep-sea hot-vent gastropods (Mollusca). - In: WEBER, H.Chr., IMHOF, S. & ZEUSKE, D.: Programs, abstracts and papers of the Third International Congress on Symbiosis. Philipps University of Marburg, Germany, S. 34-35.
- BOUCHET, P. (1990): Turrid genera and mode of development: the use and abuse of protoconch morphology. - Malacologia 32 (1): 69-77.
- BOUCHET, P. (1991): New records and new species of *Abyssochrysos* (Mollusca, Caenogastropoda). - J. Nat. Hist. 25: 305-313.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. (1991): *Ifremeria nautilei*, nouveau gastéropode d'évents hydrothermaux, probablement associé à des bactéries symbiotiques. - C. R. Acad. Sci. Paris, 312, Série III: 495-501.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. (1993): Revision of the Northeast atlantic bathyal and abyssal Mesogastropoda. - Bollettino Malacologico, Suppl. 3: 579-840.
- BROWN, D.S. & BERTHOLD, T. (1990): *Lanistes neritoides* sp.n. (Gastropoda, Ampullariidae) from West Central Africa: description, comparative anatomy and phylogeny. - Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) 31/31: 119-152.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. (1998): Biogeography. - 2nd ed., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 673 S.
- BUCKLAND-NICKS, J.A., HEALY, J.M., JAMIESON, B.G.M. & O'LEARY, S. (2000): Paraspermogenesis in *Littoraria (Palustrina) articulata*, with reference to other Littorinidae (Littorinoidea, Caenogastropoda). - Invertebr. Biol. 119 (3): 254-264.
- CARPENTER, J.M. (1996): Uninformative bootstrapping. - Cladistics 12: 177-181.
- CHASE, M.R., ETTER, R.G., REX, M.A. & QUATTRO, J.M. (1998): Extraction and amplification of mitochondrial DNA from formalin-fixed deep-sea mollusks. - BioTechniques 24(2): 243-247.
- CHECA, A.G. & JIMÉNEZ-JIMÉNEZ, A.P. (1998): Constructional morphology, origin, and evolution of the gastropod operculum. - Palaeobiology 24(1): 109-132.

- CHEVALDONNÉ, P., DESBRUYÈRES, D. & LEHAÎTRE, M. (1991): Time-series of temperature from three deep-sea hydrothermal vent sites. - *Deep-Sea Research* 38 (11): 1417-1430.
- CORLISS, J.B., DYMOND, J., GORDON, L.I., EDMOND, J.M., VON HERZEN, R.P., BALLARD, R.D., GREEN, K., WILLIAMS, D., BAINBRIDGE, A., CRANE, K. & VAN ANDEL, T.H. (1979): Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. - *Science* 203(4385): 1073-1082.
- CRADDOCK, C., LUTZ, R.A. & VRIJENHOEK, R.C. (1997): Patterns of dispersal and larval development of archaeogastropod limpets at hydrothermal vents in the eastern Pacific. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210: 37-51.
- DALL, W.H. (1908): Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico and the Gulf of California, The Mollusca and the Brachiopoda. - *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 63: 205-487.
- DALL, W.H. (1918): Descriptions of new species of shells chiefly from Magdalena Bay, Lower California. - *Proc. Biol. Soc. Wash.* 31: 5-8.
- DEBURGH, M.E. & SINGLA, C.L. (1984): Bacterial colonization and endocytosis on the gill of a new limpet species from a hydrothermal vent. - *Mar. Biol.* 84: 1-6.
- DENIS, F., JOLLIVET, D. & MORAGA, D. (1993): Genetic separation of two allopatric populations of hydrothermal snails *Alviniconcha* spp. (Gastropoda) from two south western Pacific back-arc basins. - *Biochem. Syst. Ecol.* 21 (4): 431-440.
- EDMOND, J.M. & VON DAMM, K.L. (1985): Chemistry of ridge crest hot springs. - *Biol. Soc. Wash. Bull.* 6: 43-48.
- EDMOND, J.M., VON DAMM, K.L., MCDUFF, R.E. & MEASURES, C.I. (1982): Chemistry of hot springs on the East Pacific Rise and their effluent dispersal. - *Nature* 297: 187-191.
- ENDOW, K. & OHTA, S. (1989): The symbiotic relationship between bacteria and a Mesogastropod snail, *Alviniconcha hessleri*, collected from hydrothermal vents of the Mariana Back-Arc Basin. - *Bul. Jap. Soc. Microbial Ecol.* 3(2): 73-82.
- FALONOWSKI, A., MAZAN, K. & SZAROWSKA, M. (1996): Embryonic shells of *Viviparus* - what they tell us about taxonomy and phylogeny? (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae). - *Malak. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 18(3): 35-42.
- FELSENSTEIN, J. (1978): Cases in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading. - *Syst. Zool.* 27: 401-410.
- FOUQUET, Y., STACKELBERG, U.V., CHARLOU, J.L., DONVAL, J.P., FOUCHER, J.P., ERZINGER, J., HERZIG, P., MÜHE, R., WIEDICKE, M., SOAKAI, S. & WHITECHURCH, H. (1991): Hydrothermal activity in the Lau Back-arc Basin: sulfides and water chemistry. - *Geology* 19: 303-306.
- FRANCE, S.C. & KOCHER, T.D. (1996): DNA sequencing of formalin-fixed crustaceans from archival research collections. - *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 5: 304-313.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. - Ray Society, London. 755 S.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. (1992): *Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor.* - Cambridge University Press, Cambridge, New York. 504 S.
- GALCHENKO, V.F., PIMENOV, N.V., LEIN, A.Y., GALKIN, S.V., MILLER, Y.M. & IVANOV, M.V. (1993): Mixotrophic type of feeding of *Olgaconcha tufari* BECK (Gastropoda: Prosobranchia) from the active hydrothermal field of the Manus Basin (Bismarck Sea). - *Doklady Biol. Sciences* 323: 125-129.

- GOEDERT, J.L. & CAMPBELL, K.A. (1995): An early oligocene chemosynthetic community from the Makah formation, Northwestern Olympic Peninsula, Washington. - *The Veliger*, 38(1): 22-29.
- GOEDERT, J.L. & KALER, K.L. (1996): A new species of *Abyssochrysos* (Gastropoda: Loxonematoidea) from a Middle Eocene cold-seep carbonate in the Humptulips Formation, Western Washington. - *The Veliger* 39(1): 65-70.
- GÖTTING, K.-J., KILIAN, E.F. & SCHNETTER, R. (1988): Einführung in die Meeresbiologie Bd. 2. Das Meer als Lebensraum und seine Nutzung. - Vieweg & Sohn, Braunschweig, Wiesbaden, 231 S.
- GOLDMAN, N. (1993): Simple diagnostic statistical test of models of DNA substitution. - *J. Mol. Evol.* 37: 650-661.
- GRASSLE, J.F. (1986): The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities. - *Adv. Mar. Biol.* 23: 301-362.
- GUSTAFSON, R.G. & LUTZ, R.A. (1994): Molluscan life history traits at deep-sea hydrothermal vents and cold methane/sulfide seeps. - In: YOUNG, C.M. (Hrsg.): Reproduction, larval biology, and recruitment of the deep-sea benthos. - Columbia Univ. Press, New York: S. 76-97.
- HALL, T.A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. - *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98.
- HALL, B.G. (2001): Phylogenetic trees made easy. A how-to manual for molecular biologists. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 179 S.
- HARASEWYCH, M.G., ADAMKEWICZ, S.L., PLASSMEYER, M. & GILLEVET, P.M. (1998): Phylogenetic relationships of the lower Caenogastropoda (Mollusca, Gastropoda, Architaenioglossa, Campaniloidea, Cerithioidea) as determined by partial 18S rDNA sequences. - *Zool. Scr.* 27(4): 361-372.
- HARASEWYCH, M.G. & MCARTHUR, A.G. (2000): A molecular phylogeny of the Patellogastropoda (Mollusca : Gastropoda). - *Mar. Biol.* 137(2): 183-194.
- HASEGAWA, K., FUJIKURA, K. & OKUTANI, T. (1997): Gastropod fauna associated with hydrothermal vents in the Mariana Back-Arc Basin: Symmary of the results of 1996 "Shinkai 6500" dives. - *JAMSTEC J. Deep Sea Res.* 13: 69-83.
- HASHIMOTO, J., OHTA, S., GAMO, T., CHIBA, H., YAMAGUCHI, T., TSUCHIDA, S., OKUDAIRA, T., WATABE, H., YAMANAKA, T. & KITAZAWA, M. (2001): First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovers. - *Zool. Sci. (Tokyo)* 18: 717-721.
- HASZPRUNAR, G. (1985): The fine morpholoy of the osphradial sense organs of the mollusca. I. Gastropoda, Prosobranchia. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 307: 457-496.
- HASZPRUNAR, G. (1988): On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. - *J. Moll. Stud.* 54: 367-441.
- HASZPRUNAR, G. (1992): Ultrastructure of the osphradium of the tertiary relict snail, *Campanile symbolicum* Iredale, (Mollusca, Streptoneura). - *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 337: 457-469.
- HEALY, J.M. (1986): Euspermatozoa and paraspermatozoa of the relict cerithiacean gastropod, *Campanile symbolicum* (Prosobranchia, Mesogastropoda). - *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 40: 201-218.

- HEALY, J.M. (1988): Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.): Prosobranch Phylogeny - Malacological Review, Suppl. 4: 251-266.
- HEALY, J.M. (1989): Spermatozeugmata of *Abyssochrysos*: ultrastructure, development and relevance to the systematic position of the Abyssochrysidae (Prosobranchia, Caenogastropoda). - Bull. Mus. natn. Hist. Nat., Paris, 4^e sér., 11, sec. A (3): 509-533.
- HEALY, J.M. (1990): Taxonomic affinities of the deep-sea genus *Provanna* (Caenogastropoda): new evidence from sperm ultrastructure. - J. Moll. Stud. 56: 119-122.
- HEALY, J.M. (1992): Dimorphic spermatozoa of the hydrothermal vent prosobranch *Alviniconcha hessleri*: systematic importance and comparison with other caenogastropods. - Bull. Mus. natl. Hist. Paris, 4. sér., 14, sec. A (2): 273-291.
- HEALY, J.M. (1996): Molluscan sperm ultrastructure: correlation with taxonomic units within the gastropoda, cephalopoda and bivalvia. - In: TAYLOR, J. (Hrsg.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca, Oxford University Press, S. 99-113.
- HEALY, J.M. & JAMIESON, B.G.M. (1981): An ultrastructural examination of developing and mature paraspermatozoa in *Pyrasmus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). - Zoomorphology 98: 101-119.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana. 263 S.
- HESSLER, R.R. & LONSDALE, P.F. (1991): The biogeography of the Mariana Trough hydrothermal vents. - In: MAUCLINE, J. & NEMOTO, T. (Hrsg.): Marine Biology, its accomplishment and future prospect. - Hokusen-sha (Japan): 165-182.
- HICKMAN, C.S. (1980): Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology. - Paleobiology 6: 276-294.
- HICKMAN, C.S. (1983): Radula patterns, systematics, diversity, and ecology of deep-sea limpets. - The Veliger 26(2): 73-92.
- HICKMAN, C.S. & MCLEAN, J.H. (1990): Systematic revision and suprageneric classification of Trochacean gastropods. - Science Series, Natural history museum of Los Angeles County, 35. 169 S.
- HILLIS, D.M. & DIXON, M.T. (1991): Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. - Q. Rev. Biol. 66(4): 411-453.
- HILLIS, D.M., MORITZ, C. & MABLE, B.K. (1996): Molecular Systematics. 2nd ed., Hrsg. - Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 655 S.
- HOUBRICK, R.S. (1979): Classification and systematic relationships of the Abyssochrysidae, a relict family of bathyal snails (Prosobranchia: Gastropoda). - Smithsonian Contr. Zool. 290: 1-21.
- HOUBRICK, R.S. (1981): Anatomy, biology and systematics of *Campanile symbolicum* with reference to adaptive radiation of the Cerithiacea. - Malacologia 21(1-2): 263-289.
- HOUBRICK, R.S. (1984): The giant creeper, *Campanile symbolicum* IREDALE, an Australian relict marine snail. - In: ELDREDGE, N. & STANLEY, S.M. (Hrsg.): Living fossils. - Springer, New York. S. 232-235.
- HOUBRICK, R.S. (1988): Cerithioidean Phylogeny. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.), Prosobranch Phylogeny, Malacological Review, Suppl. 4: 88-128.

- HUELSENBECK, J.P. (1995): The Robustness of two phylogenetic methods - Four-taxon simulations reveal a slight superiority of maximum-likelihood over neighbor joining. - *Mol. Biol. Evol.* 12(5): 843-849.
- HUELSENBECK, J.P. & RANNALA, B. (1997): Phylogenetic methods come to age: testing hypothesis in an evolutionary context. - *Science* 276: 227-232.
- ICZN, INTERNATIONALE KOMMISSION FÜR ZOOLOGISCHE NOMENKLATUR (2000): Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur, 4. Aufl., offizieller deutscher Text, ausgearbeitet von O. KRAUS. - *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 34.
- JOHANSSON, J. (1953): On the genital organs of some Mesogastropods: *Cerithium vulgatum* BURG., *Triphora perversa* (LINNE) and *Melanella (Eulima) intermedia* (Cantr.). Contributions to the phylogeny of the pallial gonoducts of the Prosobranchia. - *Zool. Bidr. Upps.* 30: 1-23.
- KILLEEN, I.J. & OLIVER, P.G. (2000): A new species of *Abyssochrysos* (Gastropoda: Loxonematoidea) from the Oman Margin. - *J. Moll. Stud.* 66: 95-98.
- KNIGHT, J.B., COX, L.R., KEEN, A.M., BATTEN, R.L., YOCHELSON, E.L., ROBERTSON, R. (1960): Part I, Mollusca 1. - In: MOORE, R.C. (Hrsg.): *Treatise on invertebrate Paleontology*. - Geological Society of America and Univ. of Kansas Press. I169-I351.
- KOHNERT, R. & STORCH, V. (1984): Vergleichend-ultrastrukturelle Untersuchungen zur Morphologie eupyrener Spermien der Monotocardia (Prosobranchia). - *Zool. Jb. Anat.* 111: 51-93.
- KOJIMA, S., OHTA, S., FUJIWARA, Y., FUJIKURA, K. & HASHIMOTO, J. (1998): Speciation of Gastropods of the genus *Alviniconcha* in the south Western Pacific. - *JAMSTEC J. Deep Sea Res.* 14: 501-505
- KOJIMA, S., SEGAWA, R., FUJIWARA, Y., HASHIMOTO, J. & OHTA, S. (2000): Genetic differentiation of populations of a hydrothermal vent-endemic gastropod, *Ifremeria nautilei*, between the North Fiji Basin and the Manus Basin revealed by nucleotide sequences of mitochondrial DNA. - *Zool. Sci. (Tokyo)* 17: 1167-1174.
- KOJIMA, S., SEGAWA, R., FUJIWARA, Y., FUJIKURA, K., OHTA, S. & HASHIMOTO, J. (2001): Phylogeny of hydrothermal-vent-endemic gastropods *Alviniconcha* spp. from the Western Pacific revealed by mitochondrial DNA sequences. - *Biol. Bull.* 200: 298-304.
- KOWALKE, T. (1998): Bewertung protoconchmorphologischer Daten basaler Caenogastropoda (Cerithiimorpha und Littorinimorpha) hinsichtlich ihrer Systematik und Evolution von der Kreide bis rezent. - *Berliner geowiss. Abh. E* 27: 1-121.
- LI, W.-H. (1997): *Molecular Evolution*. - Sinauer Associates, Massachusetts, 487 S.
- LINDBERG, D.R. & PONDER, W.F. (2001): The influence of classification on the evolutionary interpretation of structure - a re-evaluation of the evolution of the pallial cavity of gastropod molluscs. - *Org. Divers. Evol.* 1(4): 273-299.
- LITTLE, C. (1965): Notes on the anatomy of the Queen Conch, *Strombus gigas*. - *Bull. Mar. Sci.* 15(1-4): 338-358.
- LITTLE, C.T.S., HERRINGTON, R.J., MASLENNIKOV, V.V., MORRIS, N.J. & ZAYKOV, V.V. (1997). Silurian hydrothermal-vent community from the southern Urals, Russia. - *Nature* 385: 146-148.
- LITTLE, C.T.S., HERRINGTON, R.J., HAYMON, R.M. & DANELIAN, T. (1999): Early Jurassic hydrothermal vent community from the Franciscan complex, San Rafael Mountains, California. - *Geology* 27(2): 167-170.

- LONSDALE, P. (1977): Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. - *Deep-Sea Res.* 24: 857-863.
- LUTHER, G.W.III., ROZAN, T.F., TAILLEFERT, M., NUZZIO, D.B., DI MEO, C., SHANK, T.M., LUTZ, R.A. & CARY, S.C. (2001): Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology. - *Nature* 410: 813-816.
- LUTZ, R.A., BOUCHET, P., JABLONSKI, D., TURNER, R.D. & WARÉN, A. (1986): Larval ecology of mollusks at deep-sea hydrothermal vents. - *Am. Malacol. Bull.* 4(1): 49-54.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. (1999): *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.08. Sinaur Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MCARTHUR, A.G. & TUNNICLIFFE, V. (1998): Relics and antiquity revisited in the modern vent fauna. - In: MILLS, R.A. & HARRISON, K. (Hrsg.): *Modern Ocean floor processes and the geological record*. - Geological Society, London, Special Publications 148: 271-291.
- MCARTHUR, A.G. & KOOP, B.F. (1999): Partial 28S rDNA Sequences and the antiquity of hydrothermal endemic gastropods. - *Mol. Phyl. Evol.* 13(2): 255-274.
- MCLEAN, J.H. (1985): Preliminary report on the limpets at hydrothermal vents. - *Biol. Soc. Wash. Bull.* 6: 159-166.
- MCLEAN, J. H. (1988a): New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents ; superfamily *Lepetodrilaceae*, 1. Systematic descriptions. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 319: 1-32.
- MCLEAN, J.H. (1988b). New archaeogastropod limpet families in the hydrothermal vent community. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.): *Prosobranch Phylogeny - Malacological Review*, Suppl. 4: 85-87.
- MCLEAN, J.H. (1989): New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents: new familiy *Peltospiridae*, new superfamily *Peltospiracea*. - *Zool. Scr.* 18: 49-66.
- MCLEAN, J.H. (1990a): A new genus and species of neomphalid limpet from the Mariana vents with a review of current understanding of relationships among Neomphalacea and Peltospiracea. - *The Nautilus* 104(3): 77-86.
- MCLEAN, J.H. (1990b): Neolepetopsidae, a new docoglossate limpet family from hydrothermal vents and its relevance to patellogastropod evolution. - *J. Zool. Lond.* 222: 485-528.
- MCLEAN, J.H. (1993): New species and records of *Lepetodrilus* (Vetigastropoda: Lepetodrilidae) from hydrothermal vents. - *The Veliger* 36(1): 27-35.
- MELONE, G. DONIN, C.L.L. & COTELLI, F. (1980): The paraspermatic cell (atypical spermatozoa) of Prosobranchia: A comparative ultrastructural study. - *Acta Zool.* 61: 191-201.
- MIZZARO-WIMMER, M. & SALVINI-PLAWEN, L. (2001): *Praktische Malakologie. Beiträge zur vergleichend-anatomischen Bearbeitung der Mollusken: Caudofoveata bis Gastropoda - *Streptoneura**. - Springer Verlag, 188 S.
- MORAGA, D., JOLLIVET, D. & DENIS, F. (1994): Genetic differentiation across the western Pacific populations of the hydrothermal vent bivalve *Bathymodiolus* ssp. and the eastern Pacific (13°N) populations of *Bathymodiolus thermophilus*. - *Deep-Sea Res. I*, 41(10): 1551-1567.
- MORRISON, D.A. & ELLIS, J.T. (1997): Effects of nucleotide sequence alignment on phylogeny estimation: a case study of 18S rDNAs of Apicomplexa. - *Mol. Biol. Evol.* 14: 428-441.

- NEWMAN, W. (1985): The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna: A glimpse of antiquity? - Biol. Soc. Wash. Bull. 6: 231-242.
- NÜTZEL, A. (1997): Über die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). - Berliner geowiss. Abh. E26: 1-229.
- OKUTANI, T. (1990): Two new species of *Provanna* (Gastropoda: Cerithiacea) from "Snail Pit" in the hydrothermal vent site at the Mariana Back-Arc Basin. - Venus, Jap. Jour. Malac. 49(1): 19-24.
- OKUTANI, T., & OHTA, S.S. (1988): A new gastropod mollusk associated with hydrothermal vents in the Mariana Back-arc Basin, Western Pacific. - Venus, Jap. Jour. Malac. 47(1): 1-9.
- OKUTI, T., TSUCHIDA, E. & FUJIKURA, K. (1992): Five bathyal gastropods living within or near the *Calyptogena*-Community of the Hatsushima Islet, Sagami Bay. - Venus, Jap. Jour. Malac. 51(3): 137-148.
- OKUTI, T., FUJIKURA, K. & SASAKI, T. (1993). New taxa and distribution records of deepsea gastropods collected from or near the chemosynthetic communities in Japanese waters. - Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A, 19(4): 123-143.
- PÄÄBO, S. (1989): Ancient DNA: Extraction, characterization molecular cloning, and enzymatic amplification. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86: 1939-1943.
- PÄÄBO, S. (1990): Amplifying ancient DNA. - In: INNES, M.A. et al.: PCR protocols: A guide to methods and applications, Academic Press, S. 159-166.
- PAGE, R.D.M. & HOLMES, E.C. (1998): Molecular Evolution. A phylogenetic approach. - Blackwell Science, Oxford, 346 S.
- PONDER, W.F. (1973): The origin and evolution of the Neogastropoda. - Malacologia 12(2): 295-338.
- PONDER, W.F. (1984): A review of the genera of the Rissoidae (Mollusca: Mesogastropoda: Rissoacea). - Rec. Aust. Mus., Suppl. 4: 1-221.
- PONDER, W.F. (1985): The anatomy and relationships of *Elachisina* Dall (Gastropoda: Rissoacea). - J. Mollusc. Stud. 51: 23-34.
- PONDER, W.F. (1988): The Truncatelloidean (=Rissoacean) radiation - a preliminary phylogeny. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.): Prosobranch Phylogeny - Malacological Review, Suppl. 4: 129-164.
- PONDER, W. & WARÉN, A. (1988): Classification of the caenogastropoda and heterostrophs - a list of the family-group names and higher taxa. - In: PONDER, W.F. (Hrsg.): Prosobranch Phylogeny - Malacological Review, Suppl. 4: 288-326.
- PONDER, W.F. & LINDBERG, D.R. (1996): Gastropod phylogeny - challenges for the 90s. - In: TAYLOR, J. (Hrsg.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca, Oxford University Press, S. 135-154.
- PONDER, W.F. & LINDBERG, D.R. (1997): Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. - Zool. J. Linn. Soc. 119: 83-265.
- POSADA, D. & CRANDALL, K.A. (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitution. - Bioinformatics 14(9): 817-818.
- QUINN, J.F. jr. (1983): A revision of the Seguenziacea Verrill, 1884 (Gastropoda: Prosobranchia). I. Summary and evaluation of the superfamily. - Proc. Biol. Soc. Wash. 96(4): 725-757.

- REID, D.G. (1989): The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae. - Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 324: 1-110.
- RIEDEL, F. (1993): Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch. - Limnologica 23(4): 349-368.
- RIEDEL, F. (2000): Ursprung und Evolution der "höheren" Caenogastropoda. - Berliner geowiss. Abh. E 32: 1-240.
- RIEPEL, O. 1999: Einführung in die computergestützte Kladistik. - Dr. Friedrich Pfeil-Verlag, München, 112 S.
- RODRÍGUEZ, F., OLIVER, J.F., MARÍN, A. & MEDINA, J.R. (1990). The general stochastic model of nucleotide substitution. - J. Theor. Biol. 142: 485-501.
- RONA, P.A., KLINKHAMMER, G., NELSEN, T.A., TREFRY, J.H. & ELDERFIELD, H. (1986): Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-atlantic ridge. - Nature 321: 33-37.
- ROSENBERG, G., KUNCIO, G.S., DAVIS, G.M. & HARASEWYCH, M.G. (1994): Preliminary ribosomal RNA phylogeny of gastropod and Unionoidean bivalve mollusks. - The Nautilus, Suppl. 2: 111-121.
- SAMBROOK, E., FRITSCH, F. & MANIATIS, T. (1989): Molecular Cloning: A Laboratory Manual. - 2nd Edition. Cold Spring Harbor Press, Cold Spring Harbor, New York.
- SCHANDER, C. & SUNDBERG, P. (2001): Useful characters in gastropod phylogeny: soft information of hard facts? - Syst. Biol. 50(1): 136-141.
- SCHUH, R.T. (2000): Biological Systematics. Principles and applications. - Cornell University Press, Ithaca and London, 236 S.
- SCHWARZPAUL, K., SOBJINSKI, K. & BECK, L.A. (2000): Where do hot vent gastropods come from? - Considerations based on phylogenetic analysis of the Neolepetopsidae (Patellogastropoda) and the Shinkailepadinae (Rhipidoglossa). - 9th Deep-Sea Biology Symposium, Galway, Ireland. Abstract S. 82.
- SHANK, T.M., BLACK, M.B., HALANYCH, K.M., LUTZ, R.A. & VRIJENHOEK, R.C. (1999): Miocene radiation of deep-sea hydrothermal vent shrimp (Caridea: Bresiliidae): Evidence from mitochondrial Cytochrome Oxidase subunit I. - Mol. Phylogenet. Evol. 13(2): 244-254.
- SHEDLOCK, A.M., HAYGOOD, G., PIETSCH, T.W. & BENTZEN, P. (1997): Enhanced DNA Extraction and PCR Amplification of mitochondrial genes from formalin-fixed museum specimens. - BioTechniques 22(3): 394-400.
- SHIMEK, R.L. & KOHN, A.L. (1981): Functional morphology and evolution of the toxoglossan radula. - Malacologia 20(2): 423-438.
- SIMONE, L.R.L. (2001): Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology. - Arq. Zool. S. Paulo 36(2): 147-263.
- SOBJINSKI, K. (1995): Zur Phylogenie und Systematik hydrothermaler Tiefseeschnecken der Gattung *Lepetodrilus*, McLean, 1988. - Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, Philipps-Universität Marburg. 82 S.
- SQUIRES, R.L. (1995): First fossil species of the chemosynthetic-community gastropod *Provanna*: Localized cold-seep limestones in upper eocene and oligocene rocks, Washington. - The Veliger 38(1): 30-36.

- STEIN, J.L., CARY, S.C., HESSLER, R.R., OHTA, S., VETTER, R.D., CHILDRESS, J.J. & FELBECK, H. (1988): Chemoautotrophic Symbiosis in a hydrothermal vent gastropod. - *Biol. Bull.* 174: 373-378.
- STONE, J.R. (1997): Using shell parameters as complementary data in phylogenetic systematic analyses: Evolution of form in five species of Littorinids (Mollusca: Gastropoda). - *The Veliger* 40(1): 12-22.
- SWOFFORD, D.L., OLSEN, G.J., WADDELL, P.J. & HILLIS, D.M. (1996): Phylogenetic inference. - In : HILLIS, D.M., MORITZ, C. & MABLE, B.K. (Hrsg.): *Molecular Systematics*. - Sinauer Associates, Massachusetts, 655 S.
- SWOFFORD, D.L. (2001): PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TAMURA, K. & NEI, M. (1993): Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. - *Mol. Biol. Evol.* 16: 1292-1299.
- TARDENT, P. (1993): *Meeresbiologie*. - Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 305 S.
- TEMPLETON, A.R. (1983): Convergent evolution and nonparametric inferences from restriction data and DNA sequences. - In: WEIR, B.S. (Hrsg.): *Statistical analysis of DNA sequence data*. - Marcel Dekker, New York, Basel. S. 151-179.
- TEMPLETON, A.R. (1994): The role of molecular genetics in speciation studies. - In: SCHIERWATER, B., STREIT, B., WAGNER, G.P. & DESALLE, R. (Hrsg.): *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Birkhäuser Verlag, Basel. S. 453-477.
- THIELE, J. (1929): *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*, Bd. 1. - Gustav Fischer Verlag, Jena
- THOMPSON, J.D., GIBSON, T.J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D.G. (1997): The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. - *Nucleic Acids Res.* 24: 4876-4882.
- THORSON, G. (1950): Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. - *Biol. Rev.* 25: 1-45.
- TROSCHEL, F.H. (1866-1893) (fortgesetzt von THIELE, J.): *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*. - 2, Nicolaische Buchhandlung, Berlin, 402 S.
- TUFAR, W. (1990): Modern hydrothermal activity, formation of complex massive sulfide deposits and associated vent communities in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - *Mitt. Österr. Geol. Ges. Wien* 82(1989): 183-210.
- TUNNICLIFFE, V. (1988): Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the eastern Pacific Ocean. - *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 233: 347-366.
- TUNNICLIFFE, V. (1991): The Biology of hydrothermal vents : ecology and evolution. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 29: 319-407.
- TUNNICLIFFE, V. & FOWLER, C.M. (1996): Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. - *Nature* 379: 531-533.
- TUNNICLIFFE, V., JUNIPER, K.S. & DEBURGH, M.E. (1985): The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. - *Biol. Soc. Wash. Bull.* 6: 453- 464.

- TUNNICLIFFE, V., MCARTHUR, A.G. & MCHUGH, D. (1998): A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna. - *Adv. Mar. Biol.* 34: 353-442.
- TURNER, R.D., LUTZ, R.A. & JABLONSKI, D. (1985): Modes of molluscan larval development at deep-sea hydrothermal vents. - *Biol. Soc. Wash. Bull.* 6: 167-184.
- VAN AARSTEN, J.J., BOGI, C. & GIUSTI, F. (1989): Remarks on genus *Benthonella* (Rissoidae) in Europe and the description of *Laeviphitus* (nov. gen.) *verduini* (nov. spec.) (Epitoniidae). - *La Conchilegia* 246-249: 19-22.
- VAN DOVER C.L., HUMPHRIS S.E., FORNARI D., CAVANAUGH C.M., COLLIER R., GOFFREDI S.K., HASHIMOTO J, LILLEY M.D., REYSENBACH A.L., SHANK T.M., VON DAMM K.L., BANTA A., GALLANT R.M., GOTZ D., GREEN D., HALL J., HARMER T.L., HURTADO L.A., JOHNSON P., MCKINNESS Z.P., MEREDITH C., OLSON E., PAN I.L., TURNIPSEED M., WON Y., YOUNG C.R. & VRIJENHOEK R.C. (2001): Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents. - *Science* 294: 818-823.
- VAN DOVER, C.L., GERMAN, C.R., SPEER, K.G., PARSON, L.M. & VRIJENHOEK, R.C. (2002): Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. - *Science* 295: 1253-1257.
- VISMANN, B. (1991): Sulfide tolerance: Physiological mechanisms and ecological implications. - *Ophelia* 34(1): 1-27.
- VÖLLENKLE, C. (1998): Elemental composition of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautili* (*Olgaconcha tufari*), Warén et Bouchet, 1991. - Diplomarbeit an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Universität Wien. 57 S.
- VRIJENHOEK, R.C. (1997): Gene flow and genetic diversity in naturally fragmented metapopulations of deep-sea hydrothermal vent animals. - *J. Heredity* 88: 285-293.
- WÄGELE, J.-W. (2000): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. - Dr. Friedrich Pfeil-Verlag, München, 315 S.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (1986): Four new species of *Provanna* Dall (Prosobranchia, Cerithiacea?) from East Pacific hydrothermal sites. - *Zool. Scr.* 15: 157-164.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (1989): New gastropods from East Pacific hydrothermal vents. - *Zool. Scr.* 18: 67-102.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (1993): New records, species, genera, and a new family of gastropods from hydrothermal vents and hydrocarbon seeps. - *Zool. Scr.* 22(1): 1-90.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (2001): Gastropoda and Monoplacophora from hydrothermal vents and seeps; new taxa and records. - *The Veliger* 44(2): 116-231.
- WARÉN, A. & PONDER, W.F. (1991): New species, anatomy, and systematic position of the hydrothermal vent and hydrocarbon seep gastropod family Provannidae fam. n. (Caenogastropoda). - *Zool. Scr.* 20(1): 27-56.
- WARÉN, A., ARNAUD, P.M. & CANTERA, J.R. (1986): Descriptions of two new gastropods of the Trichotropidae from Kerguelen and Crozet Islands (South Indian Ocean). - *The Veliger* 29(2): 157-165.
- WARÉN, A., CARROZZA, F. & ROCCHINI, R. (1989): *Elachisina versiliensis*, a new mediterranean species of the family Elachisinidae (Prosobranchis, Truncatelloidea). - *Boll. Malacologico* 25(9-12): 335-339.
- WARÉN, A., GOFAS, S. & SCHANDER, C. (1993): Systematic position of three European heterobranch gastropods. - *The Veliger* 36: 1-15.

- WELSCH, U. & STORCH, V. (1969): Über das Osphradium der prosobranchen Schnecken *Buccinum undatum* (L.) und *Neptunea antiqua* (L.). - Z. Zellf. 95: 317-330.
- WINDOFFER, & GIERE, (1997): Symbiosis of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautiliei* (Provannidae) with Endobacteria - Structural analyses and ecological considerations. - Biol. Bull. 193(3): 381-392.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T. & DEWACHTER, R. (1993): Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. - Trends Genet. 9(12): 407.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T. & DEWACHTER, R. (1994): Small ribosomal subunit RNA and the phylogeny of Mollusca. - The Nautilus, Suppl. 2: 98-110.
- WINNEPENNINCKX, B., STEINER, G., BACKELJAU, T. & DEWACHTER, R. (1998a): Details of gastropod phylogeny inferred from 18S rRNA sequences. - Mol. Phylogenet. Evol. 9(1): 55-63.
- WINNEPENNINCKX, B., REID, D.G. & BACKELJAU, T. (1998b): Performance of 18S rRNA in Littorinid phylogeny (Gastropoda: Caenogastropoda). - J. Mol. Evol. 47: 586-596.
- WOLLSCHIED, E. & WÄGELE, H. (1999): Initial results on the molecular phylogeny of the Nudibranchia (Gastropoda, Opisthobranchia) based on 18S rDNA Data. - Mol. Phylogenet. Evol. 13(2): 215-226.
- YOON, S.H. & KIM, W. (2000): Phylogeny of some gastropod mollusks with emphasis on the Euthyneura. - The Nautilus 114(3): 84-92.

DANKSAGUNG

An erster Stelle danke ich ganz besonders herzlich Herrn HD Dr. Lothar Beck für seine uneingeschränkte Unterstützung meiner Arbeit, die immer möglichen konstruktiven und motivierenden Diskussionen und die gute Zeit in einer so netten Arbeitsgruppe.

Frau Prof. Dr. Renkawitz-Pohl und Herrn Prof. Dr. Kirchner danke ich sehr für die großzügige Bereitstellung eines Laborarbeitsplatzes. Frau Prof. Dr. Renkawitz-Pohl möchte ich außerdem für die Möglichkeit der Nutzung der Macintosh-Computer danken. Den Mitgliedern ihrer Arbeitsgruppe danke ich für die Gastfreundschaft und die Hilfsbereitschaft beim Erlernen der für mich neuen molekularbiologischen Methoden.

Bei Frau Prof. Dr. Tunnicliffe (University of Victoria) bedanke ich mich dafür, dass sie mir einen Einblick in ihr Labor gegeben hat und *Provanna*- Exemplare mehrerer Fundorte zur Verfügung gestellt hat, die ich vor Ort nach Sichtung des Materials auswählen konnte. Ebenfalls für die Bereitstellung von Material gilt mein Dank Prof. Dr. Tufar (Marburg), Dr. Janet Voight (Chicago Field Museum), Dr. Christian Borowski (Universität Hamburg), Louise Anderson (University of London) und Dr. Heiko Sahling (Geomar, Kiel), sowie dem USNM (Washington) für das Ausleihen des Typusmaterials.

Frau Prof. Dr. Monika Hassel und ihrer Arbeitsgruppe danke ich besonders dafür, dass sie mir in der Abschlussphase den Rücken freigehalten haben und Verständnis für meine Situation gezeigt haben.

Ich freue mich, in Herrn Prof. Dr. v. Hagen einen interessierten und immer hilfsbereiten "Doktorgroßvater" zu haben, von dem ich während des Studiums und danach viel gelernt habe.

Bei Kirstin Schwarzpaul möchte ich mich herzlichst für die immer gute Zusammenarbeit, die Möglichkeit zur Erörterung sehr spezieller Fachprobleme und die zahlreichen, anregenden fachlichen und nicht fachlichen Diskussionen bedanken.

Ein riesengroßes Dankeschön geht an Heike Worth für ihre unübertreffliche Hilfe und Unterstützung bei der Erstellung der Bildtafeln und Grafiken, ihre Geduld bei der Nachbearbeitung von 22 Stammbäumen und ihre kompetenten Tipps bei allen erdenklichen Fragen rund um den Computer. Die langen Nächte vor dem Computer haben nicht nur der Arbeit, sondern auch mir gut getan.

Helga Kisselbach-Heckmann, Heide Brandtner und Sybille Götzfried danke ich für technische Unterstützung der Arbeit, Manfred möchte ich für die geduldige Arbeit am Literaturverzeichnis danken, die mir viel Nerven erspart hat. An dieser Stelle sei auch allen hier nicht Erwähnten gedankt, die in irgendeiner Weise zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Bei meinen Eltern, Dadi, Josy und meinen Freundinnen und Freunden bedanke ich mich herzlichst für die Anteilnahme, besonders in den letzten Wochen und die zahlreiche aufmunternde Post. Sabine bin ich für das unglaublich unkomplizierte und angenehme Zusammenwohnen, sowie für die Sorge um mein leibliches Wohl dankbar. Von Herzen danke ich natürlich Peter für seinen Rückhalt in all den Jahren.

ANHANG I

Anhang I-1. Herkunft und Fixierung der zur DNA-Extraktion und Sequenzierung verwendeten Arten. Erfolgreich amplifizierte Fragmente mit "+" gekennzeichnet.

Art	Exemplar / Probenbe- zeichnung	Fundort	Fixierung	DNA-Isolierung	Primer 1-2 (Fragment A)	Primer 3-4 (Fragment B)	Primer 1-4
<i>Alvania lineata</i>		Kos, Griechenland 1997	70% Ethanol	04.02.98 -			
<i>Alvania montagui</i>		Kos, Griechenland 1997	70% Ethanol	04.02.98 -			
<i>Alvania montagui</i>		Kos, Griechenland 1997	70% Ethanol	10.02.98 +	+		
<i>Alviniconcha hessleri</i> A dg		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	-			
<i>Alviniconcha hessleri</i> AG		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	19.02.97 +	+		
	AG			09.04.97 -			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A juv.		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	21.11.00 ??			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A1		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	20.02.97 ??			
	A1 / Fuß			10.02.97 -			
	A1 / Gonade			10.02.97 -			
	A1 / Gonade			12.08.98 +/-	+		
<i>Alviniconcha hessleri</i> A2 / Fuß		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	10.02.97 -			
	A2 / Gonade			10.02.97 -			
	A2 / CM			10.02.97 -			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A3		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	20.02.97 ??			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A5 / Gonade		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	06.03.97?			
	A5			26.01.98 -			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A7		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	05.05.97			
	A7	Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	21.11.00 (+)	+	+	
<i>Alviniconcha hessleri</i> A9		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	29.07.97 -			
	A9			12.01.98 -/+			
	A9			12.01.98 -/+			
<i>Alviniconcha hessleri</i> A10		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	20.02.97 ??			
	A10			04.02.98 -			
	A10 / Gonade			09.07.01 -/+		+	
<i>Alviniconcha hessleri</i> A11 / Gonade		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	09.07.01 -			
<i>Alviniconcha hessleri</i>		Lau Basin 1989	Formol > 70% Ethanol	04.03.97 -			
<i>Aporrhais pespelecani</i>	Aporh / Fuß	Multimar, Tönning 2001	-20°C	16.05.01 +			
	Aporh / Apex	Multimar, Tönning 2001	-20°C	16.05.01 +			+
<i>Bithynia tentaculata</i>		Briesetal, Berlin 1999	-20°C, 70% Ethanol	21.11.00 -			
<i>Bittium reticulatum</i> Bit1		Giglio, Italien 1996	70% Ethanol, EDTA	03.11.97 -			
<i>Bittium reticulatum</i> Bit2		Giglio, Italien 1996	70% Ethanol, EDTA	05.11.97 +	+		
<i>Cerithium vulgatum</i>		Giglio, Italien 1996	70% Ethanol, EDTA	04.03.97 -			
			70% Ethanol	03.07.97 +	+		
<i>Colisella digitata</i>		Giglio, Italien 1996	70% Ethanol	04.03.97 +			
<i>Columbella rustica</i>		Giglio, Italien 1996	70% Ethanol	30.06.97 +			
<i>Crepidula fornicata</i> Fuß		Südbretagne, Frankreich 1996		27.02.97 -			
				28.02.97 +	+		
<i>Crepidula fornicata</i> Crep / Fuß		Multimar, Tönning 2001	-20°C	16.05.01 +			+
<i>Ifremeria nautilei</i>		Nord Fiji Basin 1989	Formol > 70% Ethanol	28.02.97 -			
<i>Ifremeria nautilei</i> O2 / Fuß		Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	10.02.97 -			
	O2 / Gonade			10.02.97 -			
	O2 / CM			10.02.97 -			
	O2 / Fuß			11.02.97 -			
	O2 / Gonade			11.02.97 -			
	O2			26.01.98 +			

Fortsetzung Anhang I-1. Herkunft und Fixierung der zur DNA-Extraktion und Sequenzierung verwendeten Arten. Erfolgreich amplifizierte Fragmente mit "+" gekennzeichnet.

Art	Exemplar / Probenbe- zeichnung	Fundort	Fixierung	DNA-Isolierung +: erfolgreich, -: ohne Erfolg +/-: sehr geringe Ausbeute oder de- gradiert ++: hohe Ausbeute	Primer 1-2 (Fragment A)	Primer 3-4 (Fragment B)	Primer 1-4
<i>Ifremeria nautilei</i>	O3 Fuß O3Gonade O3 Fuß O3	Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	10.02.97 - 10.02.97 - 11.02.97 - 20.02.97 ??			
<i>Ifremeria nautilei</i>	OL4 / Gonade OL4 / Gonade OL4 OL4 OL4 OL4 OL4	Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	11.02.97 +/- 19.02.97 + 19.02.97 + 20.02.97 ? 27.02.97 - 09.04.97 - 29.07.97 +/-	+ +		
<i>Ifremeria nautilei</i>	O. juvenil	Manus Basin 1990	Formol > 70% Ethanol	04.05.1998 -			
<i>Ifremeria nautilei</i>	If / CM If / dg	Fiji Basin 1998	-20°C	23.11.00 + 23.11.00 +	+ +		+ +
<i>Littorina littorea</i>	Fuß MDD	Sylt 1996	-20°C	28.05.97 28.05.97		+	
<i>Littorina littorea</i>	Ll	Sylt 1996	-20°C	12.01.98 +	+		
<i>Melaraphe neritoides</i>	Ln	Giglio, Italien 1996	70% Ethanol, EDTA	12.01.98 +	+		
<i>Peltodoris spec.</i>		Giglio, Italien 1996		27.02.97 +			
<i>Planorbis spec.</i>		Marburg 1997	-20°C	28.02.97 +			
<i>Pomatias elegans</i>		Chalôn sur Marne, Frankreich 1991	70%Ethanol	21.11.00 -			
<i>Provanna spec.</i>	278287 / 1 278287 / 2	Oregon Margin 1997	95% Ethanol	26.03.98 - 04.05.98 -			
<i>Provanna variabilis</i>	FMNH 282762 / 1 FMNH 282762 / 2	Endeavour Segment 1998	95% Ethanol	19.02.01 - 31.05.01 -/+			
<i>Provanna laevis</i>	Plaе	Cascadia Subduction Zone 1999	-20°C > 70% Ethanol	31.05.01 +/-			
<i>Provanna lomana</i>	Plom	Cascadia Subduction Zone 1999	-20°C > 70% Ethanol	23.11.2000 +			
<i>Provanna lomana</i>	PLOH	Cascadia Subduction Zone 1999	-20°C > 70% Ethanol	19.02.01 -			
<i>Provanna variabilis</i>	P.var	Axial Seamount 1986	Formol > 70% Ethanol	29.10.97 -/+			
<i>Provanna variabilis</i>	Pv Männchen	Endeavour Segment 1984	Formol > 70% Ethanol	07.01.98 -			
<i>Provanna variabilis</i>	A1451-311	Endeavour Segment 1984		25.02.98 -			
<i>Provanna variabilis</i>	PVAR FMNH 279669	Endeavour Segment 1996	95% Ethanol	26.03.98 -			
<i>Provanna variabilis</i>	FMNH 280902	Axial Seamount 1997	95% Ethanol	11.05.98 ++	(+)		
<i>Provanna variabilis</i>	PES1 FMNH 279669	Endeavour Segment 1996	95% Ethanol	13.02.01 +	+		
<i>Provanna variabilis</i>	PAST Apex, CM, Fuß P- 1733-314	Axial Seamount 1986	Formol > 70% Ethanol	19.02.01 +			
<i>Provanna variabilis</i>	PVES, A 1451-311	Endeavour Segment 1984	Formol > 70% Ethanol	31.05.01 -			
<i>Provanna variabilis</i>	PES3 FMNH 282762	Endeavour Segment 1998	95% Ethanol	09.07.01 +	+		
<i>Rissoa variabilis</i>		Kos, Griechenland 1997	70% Ethanol	04.02.98 +/-			
<i>Serpulorbis arenarius</i>		Giglio, Italien 1997		21.11.2000 -			

Fortsetzung Anhang I-1. Herkunft und Fixierung der zur DNA-Extraktion und Sequenzierung verwendeten Arten. Erfolgreich amplifizierte Fragmente mit "+" gekennzeichnet.

Art	Exemplar / Probenbezeichnung	Fundort	Fixierung	DNA-Isolierung +: erfolgreich, -: ohne Erfolg +/-: sehr geringe Ausbeute oder de-gradiert ++: hohe Ausbeute	Primer 1-2 (Fragment A)	Primer 3-4 (Fragment B)	Primer 1-4
<i>Turritella communis</i>	Turi / dg	Multimar, Tönning	2001 -20°C	16.05.01 +			+
	Turi / CM	Multimar, Tönning	2001 -20°C	16.05.01 +			
	Val.pis dg, Gonade	Bot. Garten, Marburg	1998 -20°C	12.08.98 ++	+		
<i>Valvata piscinalis</i>							
<i>Viviparus viviparus</i>		Spree, Berlin	1997 Formol > getrocknet	18.02.1998 -			
<i>Viviparus viviparus</i>		Briesetal, Berlin	1999 -20°C > 70% Ethanol	21.11.2000 ++	+		+

Anhang I-2. GenBank Zugangsnummern und systematische Position der in den Analysen verwendeten Taxa

Art	Überfamilie	GenBank Zugangsnummer
<i>Monodonta labio</i>	Trochoidea	X94271
<i>Nerita albicilla</i>	Neritioidea	X91971
<i>Septaria porcelllana</i>		AF046055
<i>Marisa cornuarietris</i>	Cyclophoroidea	AF055647
<i>Cipangopaludina japonica</i>	Ampullarioidea	U86304
<i>Moria kikuchii</i>	Truncatelloidea	AF212918
<i>Hydrobia acuta</i>		AF212911
<i>Bythinella cf austriaca</i>		AF212917
<i>Modulus modulus</i>	Cerithioidea	AF055650
<i>Campanile symbolicum</i>	Cerithioidea ?	AF055648
<i>Littorina obtusata</i>	Littorinoidea	X94274
<i>Nodilittorina punctata</i>		Y11753
<i>Tectarius muricatus</i>		AF055651
<i>Crepidula adunca</i>	Calyptraeoidea	X94277
<i>Bursa rana</i>	Tonnoidea	X94269
<i>Cypraea tigris</i>	Cypraeoidea	AF055654
<i>Turbinella angulata</i>	Muricoidea/Neogastropoda	U86316
<i>Murex troscheli</i>		U86312
<i>Buccinum oedematum</i>		U86310

Anhang I-3. Zur Radulauntersuchung verwendete Vergleichsarten und ihre systematische Position

Art	Überfamilie	Fundort	Funddatum
<i>Littorina littorea</i> (LINNÉ, 1758)	Littorinoidea	Piriac, Süd-Bretagne	08/98
<i>Melaraphe neritoides</i> (LINNÉ, 1758)		Giglio	09/96
<i>Littorina sitkana</i> PHILIPPI, 1846		Victoria, BC, Kanada	09/96
<i>Littorina obtusata</i> (LINNÉ, 1758)		Roscoff	
<i>Bembicium melanostoma</i> (GMELIN, 1791)		N-Australien	08/86
<i>Pomatias elegans</i> (MÜLLER, 1774)		Chalôn sur Marne	07/91
<i>Bittium reticulatum</i> (DA COSTA, 1778)	Cerithioidea	Giglio	09/96
<i>Cerithium vulgatum</i> (BRUGUIÈRE, 1792)		Rab	84
<i>Trivia arctica</i> (PULTENEY, 1789) nach LINDNER syn. <i>T. europaea</i> (MONTAGU, 1808)	Lamellaroidea	Giglio	09/99
<i>Crepidula unguiformis</i> LAMARCK, 1822	Calyptraeoidea	Giglio	09/01
<i>Crepidula fornicata</i> (LINNÉ, 1758)		Sylt	96
<i>Bithynia tentaculata</i> LINNÉ, 1758	Truncatelloidea	Briesetal, Brandenburg	09/99
<i>Rissoa variabilis</i> (V. MÜHLFELD, 1824)		Kos	97
<i>Luria lurida</i> (LINNÉ, 1758)	Cypraeoidea	Giglio	09/99
<i>Strombus decorus decorus</i> (RÖDING, 1798)	Stromboidea	Rhodos	85
<i>Aporrhais pespelecani</i> (LINNÉ, 1758)		Mulitmar, Tönning	04/01
<i>Natica stercumuscarum</i> (GMELIN, 1791); syn. <i>Naticarius punctatus</i> (CHEMNITZ in KARSTEN, 1789)	Naticoidea	Giglio	09/99
<i>Viviparus viviparus</i> LINNÉ, (1758)	Ampullarioidea	Briesetal, Brandenburg	09/99

ANHANG II

Anhang II-1. Alinierung von Fragment A, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet.

	10	20	30	40	50	60	70	80
L.littorea
L.obtusata	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGC ACGGTGA
Viviparus	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Cipangopal						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Marisa						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Campanile						-----TAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Modulus						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Bittium	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Cerithium	CTGGTTGATC	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Turritella	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Aporrhais	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
C.fornicat	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Bursa	-----	-----AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
C.adunca	-----	-----AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Buccinum						-----TAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Cypraea						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Turbinella						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Murex						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Tectarius						-----TAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Nodilittor	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Melaraphe	CTGGTTGATC	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Provanna	CTGGTTGATC	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Alviniconc	CTGGTTGATC	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
Ifremeria	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
Moria					-----CCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	CGC ACGGTGA
Bythinella					-----CCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	CGTACGGTGA
Hydrobia					-----CCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	CGTACGGTGA
Septaria	-----	-----AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	CACATGGTGA
Nerita	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	CACATAGTGA
Monodonta		-----AA	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACTCT	AGC ACGGTGA

	90	100	110	120	130	140	150	160
L.littorea
L.obtusata	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Viviparus	AACNCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Cipangopal	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Marisa	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Campanile	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Modulus	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Bittium	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Cerithium	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Turritella	AACGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Aporrhais	AACGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
C.fornicat	AACNCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Bursa	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
C.adunca	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Buccinum	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Cypraea	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Turbinella	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Murex	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Tectarius	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Nodilittor	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Melaraphe	AACGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Provanna	AACGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Alviniconc	AACGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Ifremeria	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Moria	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Bythinella	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Hydrobia	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Septaria	AACCGCGAAT	GGCTCATTAG	ATCAGTTATG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Nerita	AACCGCGAAT	GGCTCATTAG	ATCAGTTATG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
Monodonta	AACGCGAAT	GGCTCATTAG	ATCAGTTATG	GTTCCCTTGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC

Fortsetzung Anhang II-1. Alinierung von Fragment A, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet

	170	180	190	200	210	220	230	240
L.littorea
L.obtusata	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	-GTTA-----	----CTGGGA	AAGAGCGCTT	TTATCAGTTC	AAAACCAGT-
Viviparus	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	-GTTA-----	----CAGGGA	AAGAGCGCTT	TTATCAGTTC	AAAACCAGT-
Cipangopal	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCGGG	CTTCACG--	-GCTCGGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Marisa	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCGGG	CTTCGCG--	-GTTTCGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Campanile	TAATACATGC	GAACAGCTC	CGACCC--GG	TGTCACA--	-G--CCGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Modulus	TAATACATGC	TGACCAGCTC	CGACCC--TT	CG-----	----GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Bittium	TAATACATGC	CGACCAGCTC	CGACCC----	--TCA-----	----CGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Cerithium	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	--TCA-----	----CGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Turritella	TAATACATGC	CGCCAGCTT	CGACCC----	--TTC-----	----GGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Aporrhais	TAATACATGC	CTTTGAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-GT--TGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
C.fornicat	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Bursa	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
C.adunca	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAA--CCAGT-
Buccinum	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Cypraea	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Turbinella	TAATACATGC	CGACCAGCTC	CGACCC----	-CTCTCG--	-GC--GGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Murex	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCC----	-CTTT-----	-GC--GGG-A	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Tectarius	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCT----	-CTC-----	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Nodilittor	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCT----	-CTCAA--	-G---GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Melaraphe	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCC----	-TCAC-----	----GGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Provanna	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCT--	-----	----CAGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Alviniconc	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCT--	-----	----CAGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Ifremeria	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCTGG-	-GTCAA--	-G--CAGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Moria	TAATACATGC	CCGACAGCTC	CGACCGTCGT	CGCGTAACAG	CGGCGGCGGG	ACGAGCGCTT	TTATTAGTTG	AAAACCAGT-
Bythinella	TAATACATGC	CCACCAGCTC	CGACC--CCTT	CGCA-----	-AGGAGGGGA	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAGT-
Hydrobia	TAATACATGC	CCAACCGCTC	CGACC-----	CGCA-----	-----AGGGA	AAGAGCGCTT	TTATCAGCTC	AAAACCAGT-
Septaria	TAATACATGC	AAGAAAGCTC	TGACCTCGC-	-----	-----GGG	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAAT-
Nerita	TAATACATGC	AAGAAAGCTC	TGACCTCGC-	-----	-----GGG	AAGAGCGCTT	TTATTAGTTC	AAAACCAACA
Monodonta	TAATACATGC	ACTATAGCTC	CGACCCTTCT	-----	-----GGGG	AAGAGCGCGT	TTATCAGTTC	GAAGCCAGC-
L.littorea
L.obtusata	-CGG-----	TAAACGGTCC	GTCC-----	---CTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Viviparus	-CGG-----	TCG-CGGC--	-TCC-----	---CTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCACG-AGC
Cipangopal	-CGGGGGTTT	CGGC--CCTC	GTGC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Marisa	-CGGGGGTTT	CGGC--CCTC	GTGC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Campanile	-CGGGG-TCT	CGGC--CCCG	TCCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Modulus	-CGGGG-TTC	GG---CCCC	TCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTTG-AGC
Bittium	-CGGGG--TT	CG---CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTTG-AGC
Cerithium	-TGGGG--TT	CG---CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTTG-AGC
Turritella	-CGGGG--TT	CG---CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTTG-AGC
Aporrhais	-CGGGTCCTT	TCGGGGGCC	GTCT-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
C.fornicat	-CGGGTTCT-	-----GCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Bursa	-CGGGTTCT-	-----GCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
C.adunca	-CGGGTTCC-	-----GGCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Buccinum	-CGGGTTCC-	-----GCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Cypraea	-CGGGTTCC-	-----GCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Turbinella	-CGGGTTCTG	-----CCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Murex	-CGGGATTTT	-----CCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Tectarius	-CGGGGT--	AACC--CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Nodilittor	-CGGGCGTCC	AAAA--CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Melaraphe	-CGGGCGTTC	AAAC--CCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Provanna	-CGGGTTTC-	-----GGCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Alviniconc	-CGGGTTTC-	-----GGCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Ifremeria	-CGGGTCCTT	CGG--GGCCC	GTCC-----	---TTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCTCG-AGC
Moria	-CGG--CCTC	GCGG--CCG	TCCC-----	---CTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCACG	GCCTCG-AGC
Bythinella	-CGGGCCCTC	ACGGG-TCCG	TCCC-----	---CTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCACG	GCCTCG-AGC
Hydrobia	-CTG--TCTT	CGGG--CA	GTCC-----	---CTTGGT	GAATCTGGAT	AACCTTGTGC	CGATCGCATG	GCCACG-AGC
Septaria	-CGGGCCGCA	AGG---CCC	GT-----	-CCGTTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	TGATCGCACG	GCCTCG-AGC
Nerita	GCGGGCCGCA	AGG---TCC	GTTACC----	-CCGTTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTGTGC	TGATCGCACG	GCCTGGAGC
Monodonta	-CGGGTCGCA	AGG---CCC	GT-----	-CTCTTTGGT	GACTCTGGAT	AACCTTA-GC	GGATCGCACG	GCCTCG-AGC

Fortsetzung Anhang II-1. Alinierung von Fragment A, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet

	330	340	350	360	370	380	390	400	
	
L.littorea	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAC--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCAACGGG	
L.obtusata	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCAACGGG	
Viviparus	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGACGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCGTGTT	-GACTACGGG	
Cipangopal	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGACGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCGTGTT	-GACTACGGG	
Marisa	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCT--CCCTA	TCAAAT--GT	CGATGGTACG	T-GATAGG-C	CTACCATGTT	-GACTACGGG	
Campanile	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAATTTGAA	CGATGGTACG	TTGATAGGGC	CTACCATGTT	TGACTACGGG	
Modulus	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTCCG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCTACGGG	
Bittium	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTCCG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCTACGGG	
Cerithium	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTCCG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-TACTACGGG	
Turritella	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTCCG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCTACGGG	
Aporrhais	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
C.fornicat	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Bursa	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
C.adunca	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Buccinum	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Cypraea	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Turbinella	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Murex	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Tectarius	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AACCAACGGG	
Nodilittor	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AACCAACGGG	
Melaraphe	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Provanna	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Alviniconc	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Ifremeria	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-AGCAACGGG	
Moria	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCAACGGG	
Bythinella	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCAACGGG	
Hydrobia	CGGCGACGCA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCAAAT--GA	CGATGGTACG	T-GATCTG-C	CTACCATGTT	-GGCAACGGG	
Septaria	CGGCGACGTA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCA-ACT-TT	AGATGGTACG	T-GATATG-C	CTACCATGGT	-TATAACGGG	
Nerita	CGGCGACGTA	TCTTTCAAAT	GTCTGCCCTA	TCA-ACT-TT	AGATGGTACG	C-GACATG-C	CTACCATGGT	-TATAACGGG	
Monodonta	CGGCGACGCA	TCTATCAAGT	GTCTGCCCTA	TCAGACT-GT	CGATGGTAA	T-GCTATG-C	TTACCATGGT	-GATAACGGG	

	410	420	430	440	

L.littorea	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	AGGAGCATGA	GA
L.obtusata	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Viviparus	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Cipangopal	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Marisa	TAAAGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Campanile	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Modulus	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Bittium	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Cerithium	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Turritella	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Aporrhais	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
C.fornicat	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Bursa	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
C.adunca	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Buccinum	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Cypraea	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Turbinella	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Murex	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Tectarius	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Nodilittor	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Melaraphe	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Provanna	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTAGGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Alviniconc	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Ifremeria	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Moria	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Bythinella	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Hydrobia	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Septaria	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Nerita	TAGCGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA
Monodonta	TAAAGGGGAA	TCAGGGTTTCG	ATTCCGGAGA	GGGAGCATGA	GA

Anhang II-2. Alinierung von Fragment AB, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet.

	10	20	30	40	50	60	70	80
<i>L.obtusata</i>	----- AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>L.littorea</i>	CTGGTTGATN	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>C.fornicat</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>C.adunca</i>	-----	----- AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>Aporrhais</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
<i>Bursa</i>	-----	----- AG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>Ifremeria</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>Viviparus</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
<i>Turritella</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
<i>Melaraphe</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
<i>Nodilittor</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CGTACGGTGA
<i>Alviniconc</i>	CTGGTTGATC	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	TGTACGGTGA
<i>Nerita</i>	CTGGTTGATT	CTGCCAGTAG	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TTCACACCCT	CACATAGTGA
<i>Monodonta</i>	-----	----- AA	TCATATGCTT	GTCTCAAAGA	TTAAGCCATG	CATGTCTAAG	TACAAACTCC	AGCACAGTGA
	90	100	110	120	130	140	150	160
<i>L.obtusata</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>L.littorea</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>C.fornicat</i>	AACN-CGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>C.adunca</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Aporrhais</i>	AACG-CGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Bursa</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Ifremeria</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Viviparus</i>	AAC-NCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Turritella</i>	AAC-CGGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Melaraphe</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Nodilittor</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Alviniconc</i>	AAC-CGGAAT	GGCTCATTAA	ATCAGTCGAG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Nerita</i>	AACCGCGAAT	GGCTCATTAG	ATCAGTTATG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
<i>Monodonta</i>	AAC-TCGAAT	GGCTCATTAG	ATCAGTTATG	GTTCCCTAGA	TGATCCCAAT	CTACTTGGAT	AACTGTGGTA	ATTCTAGAGC
	170	180	190	200	210	220	230	240
<i>L.obtusata</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCGTTA	-----	CAGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	CAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>L.littorea</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCGTTA	-----	CTGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	CAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>C.fornicat</i>	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCCCTCG	-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>C.adunca</i>	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCCCTCG	-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Aporrhais</i>	TAATACATGC	CTTTGAGCTC	CGACCCCTCG	TT-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Bursa</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCTCG	-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Ifremeria</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCTGG	TCAA-----G	CAGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Viviparus</i>	TAATACATGC	CGAACAGCTC	CGACCCCTCG	CTTCACGGCT	CGGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Turritella</i>	TAATACATGC	CGGCCAGCTT	CGACCCCT---	----- T	CGGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Melaraphe</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCT---	----- C	ACGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Nodilittor</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCTCTGC	AA-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Alviniconc</i>	TAATACATGC	CAACCAGCTC	CGACCCCTCA	-----	--GGGAAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAGT--CGG
<i>Nerita</i>	TAATACGTGC	AAGAAAGCTC	TGACCTCGC-	-----	--GGGAAGA	GCGCTTTTAT	TAGTTCAAAA	CCAACAGCGG
<i>Monodonta</i>	TAATACATGC	ACTATAGCTC	CGACCCCTCT	-----	--GGGGAAAGA	GCGCTTTTAT	CAGTTCGAAG	CCAGC--CGG
	250	260	270	280	290	300	310	320
<i>L.obtusata</i>	--CGCTCG-	CGGC--TCC	-CTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	ACG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>L.littorea</i>	GCCCGTTAAA	CGGTCCGTCC	-CTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>C.fornicat</i>	GTTCCT----	--GCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>C.adunca</i>	GTTCCT----	--GCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Aporrhais</i>	GTCCTTTCGG	GGGCCCCGTCT	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Bursa</i>	GTTCCT----	--GCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Ifremeria</i>	GTCCTTTC--G	GGGCCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Viviparus</i>	GGGTTC--G	GGCCCTCGTGC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Turritella</i>	GG--TTC--G	--CCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TTG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Melaraphe</i>	GGCGTTA--A	ACCCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Nodilittor</i>	GGCGTCA--A	AACCCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Alviniconc</i>	GTTC--G	--GCCCGTCC	-TTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCCGA	TCGCATGGCC	TCG-AGCCGG	CGACGCATCT
<i>Nerita</i>	GCCGCAAGGT	CCGTTACCCC	GTTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TTTGTGCTGA	TCGCACGGCC	CTGGAGCCGG	CGACGTATCT
<i>Monodonta</i>	GTCGCAA--	--GCCCGTCT	-CTTGGTGAC	TCTGGATAAC	TCTA-GCGGA	TCGCAAGGCC	CTG-AGCCGG	CGACGCATCT

Fortsetzung Anhang II-2. Alinierung von Fragment AB, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet

	330	340	350	360	370	380	390	400
L.obtusata
L.littorea	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
C.fornicat	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
C.adunca	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Aporrhais	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Bursa	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Ifremeria	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Viviparus	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Turritella	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Melaraphe	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Nodilittor	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Alviniconc	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AA-TGACGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Nerita	TTCAAATGTC	TGCCCTATCA	AC-TTTAGAT	GGTACGTGAT	CTGCCTACCA	TGTTAGCAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
Monodonta	ATCAAGTGTC	TGCCCTATCA	GACTGTCGAT	GGTAAAGTGCT	ATGCTTACCA	TGGTGATAAC	GGGTAGCGGG	GAATCAGGGT
	410	420	430	440	450	460	470	480
L.obtusata
L.littorea	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
C.fornicat	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
C.adunca	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Aporrhais	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Bursa	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Ifremeria	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Viviparus	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Turritella	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Melaraphe	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Nodilittor	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGCA
Alviniconc	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACTACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAAAATTACCC	AATCCCGACT
Nerita	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAACTTACCC	ACTCCTGGAA
Monodonta	TCGATTCCGG	AGAGGGAGCA	TGAGAAACGG	CTACCACATC	CAAGGAAGGC	AGCAGGCGCG	CAAAATTACCC	AATCTCGACA
	490	500	510	520	530	540	550	560
L.obtusata
L.littorea	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
C.fornicat	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
C.adunca	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Aporrhais	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Bursa	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Ifremeria	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Viviparus	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Turritella	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Melaraphe	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Nodilittor	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	TGAGGCTCCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Alviniconc	CGGGAGGTA	GTGACAAATA	ATACTGATAC	GAGGCTCTTT	TG-GGCCTTG	TAATTGGAAT	GAGTACAAAT	TAAATCTGTT
Nerita	CGGGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	CGAGGCCTCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
Monodonta	CGAGGAGGTA	GTGACGAAAA	ATAACAATAC	GGAACTCTTT	CGAGGCCTCG	TAATTGGAAT	GAGTACACTT	TAAACCCTTT
	570	580	590	600	610	620	630	640
L.obtusata
L.littorea	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
C.fornicat	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
C.adunca	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Aporrhais	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Bursa	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Ifremeria	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Viviparus	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Turritella	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Melaraphe	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Nodilittor	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Alviniconc	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Nerita	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG
Monodonta	AACGAGGATC	TATTGGAGGG	CAAGTCTGGT	GCCAGCAGCC	GCGGTAATTC	CAGCTCCAAT	AGCGTATACT	AAAGTTGTTG

Fortsetzung Anhang II-2. Alinierung von Fragment AB, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet

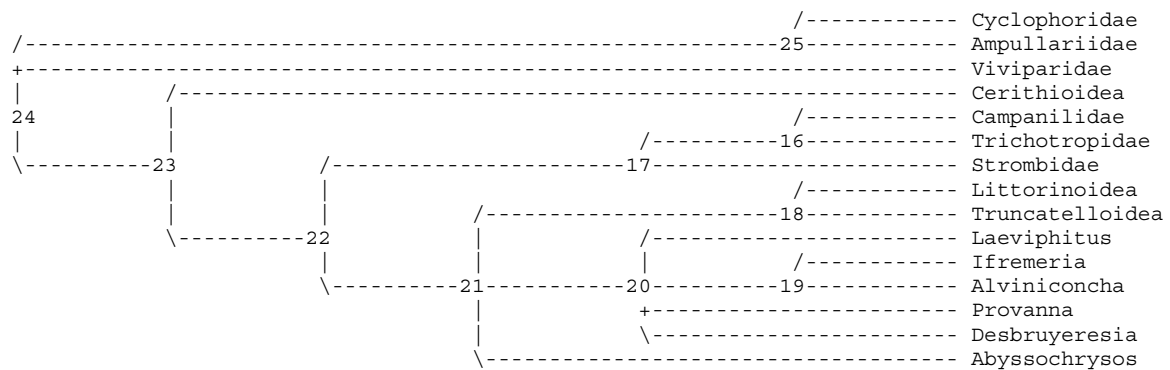
	650	660	670	680	690	700	710	720
<i>L.obtusata</i>
<i>L.littorea</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCG	CGGTCCGCCT	CGGCCG--TC	ACTGCGTGTA	TGT--TTCCC
<i>C.fornicat</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCA	CGGTCCGCCT	CGCGCG--TC	ACTGTGTGTA	TGT--TTCCC
<i>C.adunca</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCA	CGGTCCGCCT	CGCGCG--TC	ACTGTGTGTA	CTT--TTTCCC
<i>Aporrhais</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCG	CGGTCCGCCT	CGCGCG--TC	ACTGCGTGTA	TTTCTTTCCC
<i>Bursa</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCG	CGGTCCGCCT	CGCGCG--TC	ACTGCGTNTA	TCC--TTTCCC
<i>Ifremeria</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCG	CGGTCCGCCT	CGCGCGCGGC	ACTGCGTG--A	TTTGTTCCTC
<i>Viviparus</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCA	CGGTCCGCCT	CGCGGTGGTC	ACTGTGTGTA	TTT--GTTCCC
<i>Turritella</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCA	CGGTCCGCCT	CGCGCGCGGC	ACTGTGTGAT	TTG--TTTCCC
<i>Melaraphe</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCA	CGGTCTGCCT	CGCGCGCGGC	ACTGTGTGTA	TTG--TTTCCC
<i>Nodilittor</i>	CGATTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	CATGGGCGCG	CGGTCCGCCT	CGCGCGCGGC	ACTGCGTGTA	CAGTTTTCCT
<i>Alviniconc</i>	TGGTTAAAA	GCTCGTAGTT	GAACCTTGGG	CCTGGCTGGC	CGGTCCGCCT	C-----	ACCGCGTGTA	CTG---GTCC
<i>Nerita</i>	CAGTTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCGGG	TTTGGGCGAG	CGGTCCGCCT	CG---GCGTC	ACTGCGCG--	-----ACCC
<i>Monodonta</i>	TGGTTAAAA	GCTCGTAGTT	GGATCTCAGG	GTCGTTTCGG	TCCGTC--CCT	TGCTTCAATG	GCT--CGGTA	CTG--CGCGGT
	730	740	750	760	770	780	790	800
<i>L.obtusata</i>
<i>L.littorea</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTC	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>C.fornicat</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTC	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>C.adunca</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTC	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Aporrhais</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTC	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Bursa</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTC	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Ifremeria</i>	ATCCTAGGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTG	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Viviparus</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTG	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Turritella</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTG	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Melaraphe</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTG	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Nodilittor</i>	ATCCTACGC-	TTCCCGGTTG	TT-AGCCCAT	GGTGCTCTTG	ATTGAGCGTT	----TTGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Alviniconc</i>	GGCC--GGGC	TTTCCCTCTG	TGGAACC--T	CATGCCCTTC	ACTGGGTGTG	----ACGGGG	AAGCAGGACT	TTTACTGTGA
<i>Nerita</i>	GACCTAC--	CTGCCGGTTG	TT--CCCTT	GGTGCTCTTG	ATTGAGTGCT	----TCGGGT	GGCCGGAACG	TTTACTTTGA
<i>Monodonta</i>	GTCGTCCTCC	TTGCCAGACC	TCTCAAAAG	GTTGCTCTTG	ACTGAGTGGC	CTGCTCGAGT	GGCTGGAGAG	TTTACTTTGA
	810	820	830	840	850	860	870	880
<i>L.obtusata</i>
<i>L.littorea</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>C.fornicat</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>C.adunca</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Aporrhais</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Bursa</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Ifremeria</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Viviparus</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Turritella</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Melaraphe</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Nodilittor</i>	AGAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACG--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Alviniconc</i>	AAAAATTAGA	GTGCTCAAAG	CAGGCCTA--	T--GCTCGAAT	ACATTAGCAT	GGAATAATAA	AATAGGACCT	GCGGTTCTAT
<i>Nerita</i>	AAAAATTAGA	GTGCTCAAAG	CAGGCCTA--	TCGCCTGAAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	-CGGTTCTAT
<i>Monodonta</i>	AAAAATTAGA	GTGTTCAAAG	CAGGCACAGC	CCGCCTGTAT	AATGGTGCAT	GGAATAATGG	AATAGGACCT	CGGATCTAT
	890	900	910	920	930	940	950	960
<i>L.obtusata</i>
<i>L.littorea</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>C.fornicat</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>C.adunca</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Aporrhais</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Bursa</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Ifremeria</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Viviparus</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Turritella</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Melaraphe</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Nodilittor</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Alviniconc</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Nerita</i>	CTTGTTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA
<i>Monodonta</i>	TTTGCTGGTT	TTTCGGAACAC	-GAGGTAATG	ATTAAGAGGG	ACAGACGGGG	G-CATCCGTA	TTGCGGTGTT	AGAGGTGAAA

Fortsetzung Anhang II-2. Alinierung von Fragment AB, variable Positionen sind grau unterlegt, gaps sind durch "-" gekennzeichnet

	970	980	990	1000	1010	1020	1030	1040
<i>L.obtusata</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACACTACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCAATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>L.littorea</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACACTACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCAATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>C.fornicat</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>C.adunca</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Aporrhais</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Bursa</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Ifremeria</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Viviparus</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Turritella</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Melaraphe</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Nodilittor</i>	TTCTTGGATC	ATCGCAAGAC	GAACCAACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAG	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Alviniconc</i>	TTCTTGGATC	TATTTGAAGAC	TAACACTACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAA	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Nerita</i>	TTCTTGGATC	GCCGTAAGAC	GAACACTACTGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAA	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
<i>Monodonta</i>	TTCTTGGATC	GTCGTAAGAC	GCCCTACTAGC	GAAAGCATT	GCCAAGCATG	TTTTTCATTAA	TCAAGAACGA	AAGTCAGAGG
	1050	1060	1070	1080	1090	1100	1110	1120
<i>L.obtusata</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>L.littorea</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>C.fornicat</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>C.adunca</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Aporrhais</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Bursa</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Ifremeria</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Viviparus</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Turritella</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Melaraphe</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Nodilittor</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Alviniconc</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Nerita</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
<i>Monodonta</i>	TTTGAAGACG	ATCAGATACC	GTCGTAGTTC	TGACCATAAA	CGATGCCAAC	TAGCGATCCG	CTGGTGTTCG	TTCA-TCGAC
	1130	1140	1150	1160	1170	1180	1190	1200
<i>L.obtusata</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>L.littorea</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>C.fornicat</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>C.adunca</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Aporrhais</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Bursa</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Ifremeria</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Viviparus</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Turritella</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Melaraphe</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Nodilittor</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Alviniconc</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Nerita</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
<i>Monodonta</i>	TCTGCGGGCA	GCTTCCGGGA	AACCAAAGTC	TATGGGTTC	GGGGGAAGTA	TGGTTGCAAA	GCTGAAACTT	AAAGGAATTG
	1210	1220	1230	1240	1250	1260	1270	1280
<i>L.obtusata</i>	ACG							
<i>L.littorea</i>	ACGG							
<i>C.fornicat</i>	ACGG							
<i>C.adunca</i>	ACGG							
<i>Aporrhais</i>	ACGG							
<i>Bursa</i>	ACGG							
<i>Ifremeria</i>	ACGG							
<i>Viviparus</i>	ACGG							
<i>Turritella</i>	ACGG							
<i>Melaraphe</i>	ACGG							
<i>Nodilittor</i>	ACGG							
<i>Alviniconc</i>	ACGG							
<i>Nerita</i>	AC							
<i>Monodonta</i>	ACGG							

ANHANG III

Anhang III-1. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 15. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1 (Siphonalkanal)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 node_23
		1	node_17 1 ==> 2 Strombidae
		1	node_21 1 ==> 0 node_18
		1	node_20 1 ==> 0 Laeviphitus
2 (Aperturform)	0.667	1	node_25 1 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_17 1 ==> 2 Strombidae
		1	node_19 1 ==> 0 Ifremeria
3 (Skulptur)	0.750	1	node_23 0 ==> {123} Cerithioidea
		1	node_17 0 ==> 1 node_16
		1	node_20 0 ==> {34} Desbruyeresia
4 (Protoconch_I+II)	0.333	1	node_21 0 ==> 2 Abysochrysos
		1	node_24 1 --> 0 node_23
		1	node_22 0 --> 1 node_17
		1	node_21 0 --> 1 Abysochrysos
5 (Protoconch-Skulptur_(II))	0.667	1	node_23 0 ==> 1 Cerithioidea
		1	node_21 0 --> 1 node_18
		1	node_21 0 ==> 2 node_20
6 (Periostracum)	0.600	1	node_24 1 ==> 0 node_23
		1	node_17 0 --> 2 node_16
		1	node_16 2 --> 3 Trichotropidae
		1	node_21 0 ==> 1 node_20
		1	node_19 1 ==> 3 Alviniconcha
7 (Operculumstyp)	0.500	1	node_25 2 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_24 2 --> 0 node_23
		1	node_22 0 --> 2 node_17
		1	node_16 2 --> 0 Campanilidae
8 (Nucleusposition)	0.333	1	node_22 0 --> 1 node_17
		1	node_16 1 --> 0 Campanilidae
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
9 (Schnauze)	0.833	1	node_24 0 --> 2 node_25
		1	node_23 0 ==> 1 node_22
		1	node_16 1 ==> 5 Trichotropidae
		1	node_17 1 ==> 4 Strombidae
		1	node_21 1 --> 0 node_18
		1	node_18 0 --> 3 Truncatelloidea
10 (Nahrungsrinne)	0.333	1	node_24 0 --> 1 node_23
		1	node_17 1 ==> 0 Strombidae
		1	node_20 1 ==> 0 node_19
11 (Nackenlappen)	0.500	1	node_23 1 ==> 0 node_22
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
12 (Epipodialtentakel)	0.500	1	node_18 0 ==> 1 Truncatelloidea
		1	node_21 0 ==> 1 Abysochrysos
13 (laterale Epipodialfurche)	1.000	1	node_21 0 ==> 1 node_20
14 (Mantelrandausprägung)	0.600	1	node_23 0 ==> 1 Cerithioidea
		1	node_16 0 ==> 1 Campanilidae

Fortsetzung Anhang III-1. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 15. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

		1	node_17 0 ==> 2 Strombidae
		1	node_19 0 ==> 3 Alviniconcha
		1	node_21 0 ==> 1 Abysochrysos
15 (Manteltentakel)	0.667	1	node_18 0 ==> 2 Truncatelloidea
		1	node_20 0 ==> 1 Provanna
		1	node_21 0 ==> 1 Abysochrysos
16 (Kieme)	1.000	1	node_25 2 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_20 2 ==> 1 node_19
17 (Lage der Gonaden)	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
18 (Gonaden)	1.000	1	node_17 0 --> 1 node_16
19 (pallialer Gonodukt)	0.500	1	node_24 0 --> 1 node_25
		1	node_21 0 --> 1 node_18
20 (Penis)	0.800	1	node_24 0 --> 2 node_25
		1	node_24 0 --> 1 Viviparidae
		1	node_16 0 ==> 3 Trichotropidae
		1	node_17 0 ==> 4 Strombidae
		1	node_21 0 ==> 3 node_18
21 (elektronendichte Lage)	1.000	1	node_16 0 ==> 1 Campanilidae
		1	node_19 0 ==> 2 Alviniconcha
22 (Cristae)	1.000	1	node_23 0 ==> 1 node_22
23 (apikales Bläschen)	0.500	1	node_23 0 ==> 1 node_22
		1	node_16 1 ==> 0 Campanilidae
24 (akzessorische Akrosommembran)	1.000	1	node_23 0 ==> 1 node_22
25 (Mitochondrienform)	0.333	1	node_25 1 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_23 1 ==> 0 Cerithioidea
		1	node_16 1 ==> 0 Campanilidae
26 (Anzahl Mitochondrien)	0.667	1	node_25 0 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_23 0 ==> 1 node_22
		1	node_20 1 ==> 2 node_19
27 (Paraspermatozoa)	1.000	1	node_16 1 ==> 3 Trichotropidae
		1	node_17 1 ==> 4 Strombidae
		1	node_22 1 ==> 2 node_21
		1	node_18 2 ==> 0 Truncatelloidea
28 (Nervensystem)	1.000	1	node_24 0 --> 1 Viviparidae
		1	node_24 0 --> 2 node_23
29 (Zygoneurie)	0.667	1	node_24 0 --> 2 node_25
		1	node_22 0 ==> 1 node_17
		1	node_19 0 ==> 1 Ifremeria
30 (Osphradium)	1.000	1	node_25 1 ==> 3 Cyclophoridae
		1	node_24 1 ==> 0 node_23
		1	node_17 0 ==> 2 node_16
31 (Si1,_Si2-Zellen)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 node_23
		1	node_16 1 ==> 0 Campanilidae
32 (Si4-Zellen)	1.000	1	node_24 0 ==> 1 node_23
33 (Augen)	0.750	1	node_24 2 ==> 0 node_23
		1	node_17 0 ==> 1 Strombidae
		1	node_22 0 --> 3 node_21
		1	node_21 3 --> 0 node_18
34 (Speicheldrüsen)	0.667	1	node_17 1 ==> 0 node_16
		1	node_18 1 ==> 2 Truncatelloidea
		1	node_21 1 ==> 0 node_20
35 (Oesophagaldrüsen)	1.000	1	node_18 0 ==> 1 Truncatelloidea
36 (Ernährung)	1.000	1	node_20 0 ==> 2 node_19
37 (Nephridialdrüse)	0.500	1	node_24 0 --> 1 node_25
		1	node_23 0 --> 1 Cerithioidea
38 (RZSchaft)	0.750	1	node_17 1 ==> 2 Strombidae
		1	node_22 1 ==> 0 node_21
		1	node_18 0 ==> 3 Littorinoidea
		1	node_20 0 ==> 3 Provanna
39 (RZschaftbreite)	0.333	1	node_24 1 --> 0 node_25
		1	node_25 0 --> 2 Cyclophoridae
		1	node_16 1 ==> 0 Campanilidae
		1	node_22 1 ==> 0 node_21
		1	node_18 0 ==> 1 Littorinoidea
		1	node_20 0 ==> 2 Provanna
40 (RZdentikel)	0.500	1	node_25 1 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_24 1 ==> 2 Viviparidae
		1	node_17 1 ==> 0 node_16
		1	node_20 1 ==> 0 Provanna

Fortsetzung Anhang III-1. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 15. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

41 (RZ_Schaft,_Stege)	0.400	1	node_25 3 ==> 0 Ampullariidae
		1	node_16 3 ==> 0 Campanilidae
		1	node_22 3 ==> 0 node_21
		1	node_18 0 ==> 2 Littorinoidea
		1	node_20 0 ==> 2 Provanna
42 (RZschaftdentikel)	0.500	1	node_16 0 ==> 1 Campanilidae
		1	node_18 0 ==> 1 Truncatelloidea
43 (RZbasis mit medianen Ausläufern)	0.667	1	node_21 0 ==> 2 node_18
		1	node_21 0 ==> 1 node_20
		1	node_20 1 ==> 2 node_19
44 (RZschaft,_flügelartige_Erweiter)	0.500	1	node_25 0 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_18 0 ==> 1 Littorinoidea
45 (RZschaberoberkante)	1.000	1	node_21 0 ==> 1 node_20
46 (LZDentikel)	0.400	1	node_25 2 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_24 2 ==> 1 Viviparidae
		1	node_16 2 ==> 0 Trichotropidae
		1	node_21 2 --> 1 node_18
		1	node_19 2 ==> 1 Alviniconcha
47 (MZschaft)	0.333	1	node_24 1 ==> 0 Viviparidae
		1	node_22 1 --> 0 node_21
		1	node_21 0 --> 1 node_18
48 (MZschaber)	0.333	1	node_24 0 ==> 1 node_25
		1	node_22 0 ==> 1 node_17
		1	node_18 0 ==> 1 Truncatelloidea
49 (innerer_MZ,_Dentikel)	0.714	1	node_24 2 --> 5 node_25
		1	node_23 2 --> 0 node_22
		1	node_16 0 --> 5 Campanilidae
		1	node_17 0 --> 3 Strombidae
		1	node_22 0 --> 1 node_21
		1	node_18 1 --> 4 Truncatelloidea
		1	node_21 1 --> 2 node_20
50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	0.500	1	node_25 0 --> 5 Ampullariidae
		1	node_24 0 --> 2 Viviparidae
		1	node_23 0 --> 2 Cerithioidea
		1	node_16 0 --> 5 Campanilidae
		1	node_17 0 --> 3 Strombidae
		1	node_22 0 --> 1 node_21
		1	node_18 1 --> 3 Truncatelloidea
		1	node_21 1 --> 2 node_20
51 (innerer_+_äußerer_MZ)	0.500	1	node_25 0 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_21 0 ==> 1 node_18

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_24 --> node_25	9 (Schnauze)	1	0.833	0 --> 2
	19 (pallialer Gonodukt)	1	0.500	0 --> 1
	20 (Penis)	1	0.800	0 --> 2
	29 (Zygoneurie)	1	0.667	0 --> 2
	37 (Nephridialdrüse)	1	0.500	0 --> 1
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	1 --> 0
	48 (MZschaber)	1	0.333	0 ==> 1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	2 --> 5
node_25 --> Cyclophoridae	2 (Aperturform)	1	0.667	1 ==> 0
	7 (Operculumstyp)	1	0.500	2 ==> 1
	16 (Kieme)	1	1.000	2 ==> 0
	25 (Mitochondrienform)	1	0.333	1 ==> 0
	26 (Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	0 ==> 1
	30 (Osphradium)	1	1.000	1 ==> 3
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 --> 2
	40 (RZdentikel)	1	0.500	1 ==> 0
	44 (RZschaft,_flügelartige_Erw)	1	0.500	0 ==> 1
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 0
node_25 --> Ampullariidae	51 (innerer_+_äußerer_MZ)	1	0.500	0 ==> 1
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	3 ==> 0
node_24 --> Viviparidae	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 5
	20 (Penis)	1	0.800	0 --> 1
	28 (Nervensystem)	1	1.000	0 --> 1

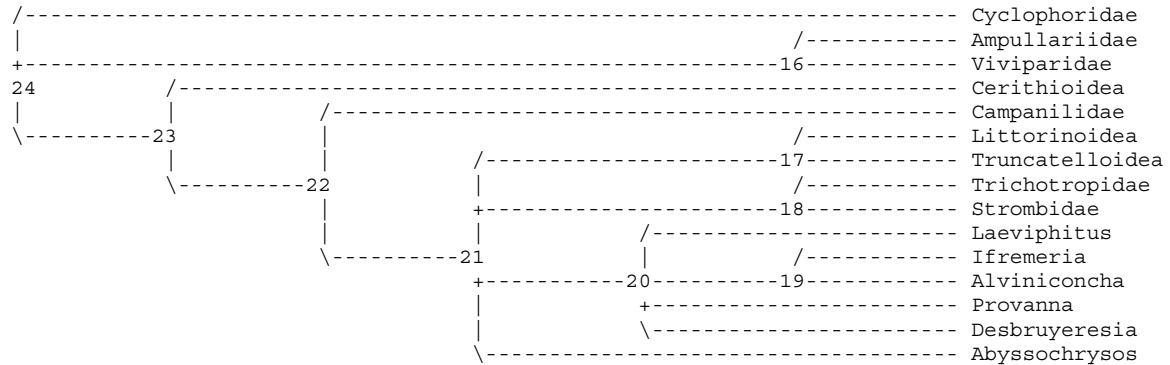
Fortsetzung Anhang III-1. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 15. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

	40 (RZdentikel)	1	0.500	1 ==> 2
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 1
	47 (MZschaft)	1	0.333	1 ==> 0
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 2
node_24 --> node_23	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	0 ==> 1
	4 (Protoconch_I+II)	1	0.333	1 --> 0
	6 (Periostracum)	1	0.600	1 ==> 0
	7 (Operculumstyp)	1	0.500	2 --> 0
	10 (Nahrungsrinne)	1	0.333	0 --> 1
	28 (Nervensystem)	1	1.000	0 --> 2
	30 (Osphradium)	1	1.000	1 ==> 0
	31 (Si1,_Si2-Zellen)	1	0.500	0 ==> 1
	32 (Si4-Zellen)	1	1.000	0 ==> 1
	33 (Augen)	1	0.750	2 ==> 0
node_23 --> Cerithioidea	3 (Skulptur)	1	0.750	0 ==>{123}
	5 (Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 ==> 1
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 1
	25 (Mitochondrienform)	1	0.333	1 ==> 0
	37 (Nephridialdrüse)	1	0.500	0 --> 1
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 2
node_23 --> node_22	9 (Schnauze)	1	0.833	0 ==> 1
	11 (Nackenlappen)	1	0.500	1 ==> 0
	22 (Cristae)	1	1.000	0 ==> 1
	23 (apikales Bläschen)	1	0.500	0 ==> 1
	24 (akzessorische Akrosommembr)	1	1.000	0 ==> 1
	26 (Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	0 ==> 1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	2 --> 0
node_22 --> node_17	4 (Protoconch_I+II)	1	0.333	0 --> 1
	7 (Operculumstyp)	1	0.500	0 --> 2
	8 (Nucleusposition)	1	0.333	0 --> 1
	29 (Zygoneurie)	1	0.667	0 ==> 1
	48 (MZschaber)	1	0.333	0 ==> 1
node_17 --> node_16	3 (Skulptur)	1	0.750	0 ==> 1
	6 (Periostracum)	1	0.600	0 --> 2
	18 (Gonaden)	1	1.000	0 --> 1
	30 (Osphradium)	1	1.000	0 ==> 2
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.667	1 ==> 0
	40 (RZdentikel)	1	0.500	1 ==> 0
node_16 --> Campanilidae	7 (Operculumstyp)	1	0.500	2 --> 0
	8 (Nucleusposition)	1	0.333	1 --> 0
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 1
	21 (elektronendichte Lage)	1	1.000	0 ==> 1
	23 (apikales Bläschen)	1	0.500	1 ==> 0
	25 (Mitochondrienform)	1	0.333	1 ==> 0
	31 (Si1,_Si2-Zellen)	1	0.500	1 ==> 0
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	1 ==> 0
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	3 ==> 0
	42 (RZschaftdentikel)	1	0.500	0 ==> 1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	0 --> 5
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 5
node_16 --> Trichotropidae	6 (Periostracum)	1	0.600	2 --> 3
	9 (Schnauze)	1	0.833	1 ==> 5
	20 (Penis)	1	0.800	0 ==> 3
	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	1 ==> 3
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 0
node_17 --> Strombidae	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==> 2
	2 (Aperturform)	1	0.667	1 ==> 2
	9 (Schnauze)	1	0.833	1 ==> 4
	10 (Nahrungsrinne)	1	0.333	1 ==> 0
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 2
	20 (Penis)	1	0.800	0 ==> 4
	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	1 ==> 4
	33 (Augen)	1	0.750	0 ==> 1
	38 (RZSchaft)	1	0.750	1 ==> 2
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	0 --> 3
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 3
node_22 --> node_21	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	1 ==> 2
	33 (Augen)	1	0.750	0 --> 3
	38 (RZSchaft)	1	0.750	1 ==> 0

Fortsetzung Anhang III-1. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 15. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	1 ==>	0
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	3 ==>	0
	47 (MZschaft)	1	0.333	1 -->	0
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	0 -->	1
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 -->	1
node_21 --> node_18	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==>	0
	5 (Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 -->	1
	9 (Schnauze)	1	0.833	1 -->	0
	19 (pallialer Gonodukt)	1	0.500	0 -->	1
	20 (Penis)	1	0.800	0 ==>	3
	33 (Augen)	1	0.750	3 -->	0
	43 (RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	0 ==>	2
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 -->	1
	47 (MZschaft)	1	0.333	0 -->	1
	51 (innerer_+_äußerer_MZ)	1	0.500	0 ==>	1
node_18 --> Littorinoidea	38 (RZSchaft)	1	0.750	0 ==>	3
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 ==>	1
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	0 ==>	2
	44 (RZschaft,_flügelartige_Erw)	1	0.500	0 ==>	1
node_18 --> Truncatelloidea	9 (Schnauze)	1	0.833	0 -->	3
	12 (Epipodialtentakel)	1	0.500	0 ==>	1
	15 (Manteltentakel)	1	0.500	0 ==>	2
	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	2 ==>	0
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.667	1 ==>	2
	35 (Oesophagaldrüsen)	1	1.000	0 ==>	1
	42 (RZschaftdentikel)	1	0.500	0 ==>	1
	48 (MZschaber)	1	0.333	0 ==>	1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	1 -->	4
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 -->	3
node_21 --> node_20	5 (Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 ==>	2
	6 (Periostracum)	1	0.600	0 ==>	1
	13 (laterale Epipodialefurche)	1	1.000	0 ==>	1
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.667	1 ==>	0
	43 (RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	0 ==>	1
	45 (RZschaberoberkante)	1	1.000	0 ==>	1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	1 -->	2
	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 -->	2
node_20 --> Laeviphitus	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==>	0
node_20 --> node_19	8 (Nucleusposition)	1	0.333	0 ==>	1
	10 (Nahrungsrinne)	1	0.333	1 ==>	0
	11 (Nackenlappen)	1	0.500	0 ==>	1
	16 (Kieme)	1	1.000	2 ==>	1
	17 (Lage der Gonaden)	1	1.000	0 ==>	1
	26 (Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	1 ==>	2
	36 (Ernährung)	1	1.000	0 ==>	2
	43 (RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	1 ==>	2
node_19 --> Ifremeria	2 (Aperturform)	1	0.667	1 ==>	0
	29 (Zygoneurie)	1	0.667	0 ==>	1
node_19 --> Alviniconcha	6 (Periostracum)	1	0.600	1 ==>	3
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==>	3
	21 (elektronendichte Lage)	1	1.000	0 ==>	2
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==>	1
node_20 --> Provanna	15 (Manteltentakel)	1	0.500	0 ==>	1
	38 (RZSchaft)	1	0.750	0 ==>	3
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 ==>	2
	40 (RZdentikel)	1	0.500	1 ==>	0
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	0 ==>	2
node_20 --> Desbruyeresia	3 (Skulptur)	1	0.750	0 ==>	{34}
node_21 --> Abysochrysos	3 (Skulptur)	1	0.750	0 ==>	2
	4 (Protoconch_I+II)	1	0.333	0 -->	1
	12 (Epipodialtentakel)	1	0.500	0 ==>	1
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==>	1
	15 (Manteltentakel)	1	0.500	0 ==>	1

Anhang III-2. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 16. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1 (Siphonalkanal)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 node_23
		1	node_21 1 ==> 0 node_17
		1	node_18 1 ==> 2 Strombidae
		1	node_20 1 ==> 0 Laeviphitus
2 (Aperturform)	0.667	1	node_24 1 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_18 1 ==> 2 Strombidae
		1	node_19 1 ==> 0 Ifremeria
3 (Skulptur)	0.600	1	node_24 0 --> 1 node_23
		1	node_22 1 --> 0 node_21
		1	node_18 0 ==> {13} Trichotropidae
		1	node_20 0 ==> {34} Desbruyeresia
		1	node_21 0 ==> 2 Abyssochrysos
4 (Protoconch_I+II)	0.333	1	node_24 1 --> 0 node_23
		1	node_22 0 --> 1 Campanilidae
		1	node_21 0 --> 1 Abyssochrysos
5 (Protoconch-Skulptur_(II))	0.667	1	node_23 0 ==> 1 Cerithioidea
		1	node_21 0 --> 1 node_17
		1	node_21 0 ==> 2 node_20
6 (Periostracum)	0.600	1	node_24 0 --> 1 node_16
		1	node_22 0 ==> 2 Campanilidae
		1	node_18 0 ==> 3 Trichotropidae
		1	node_21 0 ==> 1 node_20
		1	node_19 1 ==> 3 Alviniconcha
7 (Operculumstyp)	0.667	1	node_24 0 --> 1 Cyclophoridae
		1	node_24 0 --> 2 node_16
		1	node_21 0 ==> 2 node_18
8 (Nucleusposition)	0.500	1	node_21 0 ==> 1 node_18
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
9 (Schnauze)	0.833	1	node_16 0 ==> 2 Ampullariidae
		1	node_23 0 ==> 1 node_22
		1	node_21 1 --> 0 node_17
		1	node_17 0 --> 3 Truncatelloidea
		1	node_21 1 --> 4 node_18
		1	node_18 4 --> 5 Trichotropidae
10 (Nahrungsrinne)	0.333	1	node_24 0 --> 1 node_23
		1	node_21 1 --> 0 node_18
		1	node_20 1 ==> 0 node_19
11 (Nackenlappen)	0.500	1	node_23 1 ==> 0 node_22
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
12 (Epipodialtentakel)	0.500	1	node_17 0 ==> 1 Truncatelloidea
		1	node_21 0 ==> 1 Abyssochrysos
13 (laterale Epipodialefurche)	1.000	1	node_21 0 ==> 1 node_20
14 (Mantelrandausprägung)	0.600	1	node_24 0 --> 1 node_23
		1	node_22 1 --> 0 node_21
		1	node_18 0 ==> 2 Strombidae
		1	node_19 0 ==> 3 Alviniconcha
		1	node_21 0 ==> 1 Abyssochrysos
15 (Manteltentakel)	0.667	1	node_17 0 ==> 2 Truncatelloidea

Fortsetzung Anhang III-2. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 16. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

		1	node_20 0 ==> 1 Provanna
		1	node_21 0 ==> 1 Abysochrysos
16 (Kieme)	1.000	1	node_24 2 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_20 2 ==> 1 node_19
17 (Lage der Gonaden)	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
18 (Gonaden)	1.000	1	node_18 0 ==> 1 Trichotropidae
19 (pallialer Gonodukt)	0.500	1	node_24 0 --> 1 node_16
		1	node_21 0 --> 1 node_17
20 (Penis)	0.800	1	node_24 0 --> 1 node_16
		1	node_16 1 --> 2 Ampullariidae
		1	node_21 0 ==> 3 node_17
		1	node_21 0 --> 3 node_18
		1	node_18 3 --> 4 Strombidae
21 (elektronendichte Lage)	1.000	1	node_22 0 ==> 1 Campanilidae
		1	node_19 0 ==> 2 Alviniconcha
22 (Cristae)	1.000	1	node_23 0 ==> 1 node_22
23 (apikales Bläschen)	1.000	1	node_22 0 ==> 1 node_21
24 (akzessorische Akrosommembran)	1.000	1	node_23 0 ==> 1 node_22
25 (Mitochondrienform)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 node_16
		1	node_22 0 ==> 1 node_21
26 (Anzahl Mitochondrien)	0.667	1	node_24 0 --> 1 Cyclophoridae
		1	node_23 0 --> 1 node_22
		1	node_20 1 ==> 2 node_19
27 (Paraspermatozoa)	1.000	1	node_22 1 ==> 2 node_21
		1	node_17 2 ==> 0 Truncatelloidea
		1	node_21 2 --> 3 node_18
		1	node_18 3 --> 4 Strombidae
28 (Nervensystem)	1.000	1	node_16 0 ==> 1 Viviparidae
		1	node_24 0 ==> 2 node_23
29 (Zygoneurie)	0.500	1	node_24 0 --> 2 node_16
		1	node_22 0 ==> 1 Campanilidae
		1	node_21 0 ==> 1 node_18
		1	node_19 0 ==> 1 Ifremeria
30 (Osphradium)	0.750	1	node_24 0 --> 3 Cyclophoridae
		1	node_24 0 --> 1 node_16
		1	node_22 0 ==> 2 Campanilidae
		1	node_18 0 ==> 2 Trichotropidae
31 (Si1, Si2-Zellen)	0.500	1	node_24 0 --> 1 node_23
		1	node_22 1 --> 0 Campanilidae
32 (Si4-Zellen)	1.000	1	node_24 0 --> 1 node_23
33 (Augen)	0.750	1	node_24 0 --> 2 node_16
		1	node_18 0 ==> 1 Strombidae
		1	node_21 0 ==> 3 node_20
		1	node_21 0 ==> 3 Abysochrysos
34 (Speicheldrüsen)	0.500	1	node_23 1 --> 0 node_22
		1	node_21 0 --> 1 node_17
		1	node_17 1 --> 2 Truncatelloidea
		1	node_18 0 --> 1 Strombidae
35 (Oesophagaldrüsen)	1.000	1	node_17 0 ==> 1 Truncatelloidea
36 (Ernährung)	1.000	1	node_20 0 ==> 2 node_19
37 (Nephridialdrüse)	0.500	1	node_16 1 ==> 0 Viviparidae
		1	node_23 1 ==> 0 node_22
38 (RZSchaft)	0.600	1	node_22 1 ==> 0 node_21
		1	node_17 0 ==> 3 Littorinoidea
		1	node_21 0 --> 1 node_18
		1	node_18 1 --> 2 Strombidae
		1	node_20 0 ==> 3 Provanna
39 (RZschaftbreite)	0.333	1	node_24 0 ==> 2 Cyclophoridae
		1	node_16 0 --> 1 Viviparidae
		1	node_23 0 --> 1 Cerithioidea
		1	node_17 0 ==> 1 Littorinoidea
		1	node_21 0 ==> 1 node_18
		1	node_20 0 ==> 2 Provanna
40 (RZdentikel)	0.400	1	node_24 1 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_16 1 ==> 2 Viviparidae
		1	node_22 1 ==> 0 Campanilidae
		1	node_18 1 ==> {02} Trichotropidae
		1	node_20 1 ==> 0 Provanna
41 (RZ_Schaft, _Stege)	0.400	1	node_16 3 ==> 0 Ampullariidae

Fortsetzung Anhang III-2. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 16. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

		1	node_23 3 ==> 0 node_22
		1	node_17 0 ==> 2 Littorinoidea
		1	node_21 0 ==> 3 node_18
		1	node_20 0 ==> 2 Provanna
42 (RZschafttdentikel)	0.500	1	node_22 0 ==> 1 Campanilidae
		1	node_17 0 ==> 1 Truncatelloidea
43 (RZbasis mit medianen Ausläufern)	0.667	1	node_21 0 ==> 2 node_17
		1	node_21 0 ==> 1 node_20
		1	node_20 1 ==> 2 node_19
44 (RZschaft, _flügelartige_Erweiter)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_17 0 ==> 1 Littorinoidea
45 (RZschaberoberkante)	1.000	1	node_21 0 ==> 1 node_20
46 (LZDentikel)	0.400	1	node_24 2 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_16 2 ==> 1 Viviparidae
		1	node_21 2 --> 1 node_17
		1	node_18 2 ==> 0 Trichotropidae
		1	node_19 2 ==> 1 Alviniconcha
47 (MZschaft)	0.333	1	node_16 1 ==> 0 Viviparidae
		1	node_21 1 ==> 0 node_20
		1	node_21 1 ==> 0 Abyssochrysos
48 (MZschaber)	0.200	1	node_24 0 --> 1 Cyclophoridae
		1	node_16 0 --> 1 Ampullariidae
		1	node_22 0 --> 1 Campanilidae
		1	node_17 0 --> 1 Truncatelloidea
		1	node_21 0 --> 1 node_18
49 (innerer_MZ, _Dentikel)	0.714	1	node_16 5 ==> 2 Viviparidae
		1	node_23 5 ==> 2 Cerithioidea
		1	node_22 5 ==> 1 node_21
		1	node_17 1 ==> 4 Truncatelloidea
		1	node_21 1 --> 0 node_18
		1	node_18 0 --> 3 Strombidae
		1	node_21 1 ==> 2 node_20
50 (äußerer_MZ, _Dentikel)	0.500	1	node_24 2 ==> 0 Cyclophoridae
		1	node_16 2 --> 5 Ampullariidae
		1	node_23 2 --> 1 node_22
		1	node_22 1 --> 5 Campanilidae
		1	node_17 1 --> 3 Truncatelloidea
		1	node_21 1 --> 0 node_18
		1	node_18 0 --> 3 Strombidae
		1	node_21 1 --> 2 node_20
51 (innerer_+_äußerer_MZ)	0.500	1	node_24 0 ==> 1 Cyclophoridae
		1	node_21 0 ==> 1 node_17

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change

node_24 --> Cyclophoridae	2 (Aperturform)	1	0.667	1 ==> 0
	7 (Operculumstyp)	1	0.667	0 --> 1
	16 (Kieme)	1	1.000	2 ==> 0
	26 (Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	0 --> 1
	30 (Osphradium)	1	0.750	0 --> 3
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 ==> 2
	40 (RZdentikel)	1	0.400	1 ==> 0
	44 (RZschaft, _flügelartige_Erw)	1	0.500	0 ==> 1
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 0
	48 (MZschaber)	1	0.200	0 --> 1
	50 (äußerer_MZ, _Dentikel)	1	0.500	2 ==> 0
node_24 --> node_16	51 (innerer_+_äußerer_MZ)	1	0.500	0 ==> 1
	6 (Periostracum)	1	0.600	0 --> 1
	7 (Operculumstyp)	1	0.667	0 --> 2
	19 (pallialer Gonodukt)	1	0.500	0 --> 1
	20 (Penis)	1	0.800	0 --> 1
	25 (Mitochondrienform)	1	0.500	0 ==> 1
	29 (Zygoneurie)	1	0.500	0 --> 2
	30 (Osphradium)	1	0.750	0 --> 1
node_16 --> Ampullariidae	33 (Augen)	1	0.750	0 --> 2
	9 (Schnauze)	1	0.833	0 ==> 2
	20 (Penis)	1	0.800	1 --> 2

Fortsetzung Anhang III-2. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 16. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	3 ==>	0
	48 (MZschaber)	1	0.200	0 -->	1
node_16 --> Viviparidae	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	2 -->	5
	28 (Nervensystem)	1	1.000	0 ==>	1
	37 (Nephridialdrüse)	1	0.500	1 ==>	0
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 -->	1
	40 (RZdentikel)	1	0.400	1 ==>	2
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 ==>	1
	47 (MZschaft)	1	0.333	1 ==>	0
node_24 --> node_23	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	5 ==>	2
	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	0 ==>	1
	3 (Skulptur)	1	0.600	0 -->	1
	4 (Protoconch_I+II)	1	0.333	1 -->	0
	10 (Nahrungsrinne)	1	0.333	0 -->	1
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 -->	1
	28 (Nervensystem)	1	1.000	0 ==>	2
	31 (Si1,_Si2-Zellen)	1	0.500	0 -->	1
node_23 --> Cerithioidea	32 (Si4-Zellen)	1	1.000	0 -->	1
	5 (Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 ==>	1
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 -->	1
node_23 --> node_22	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	5 ==>	2
	9 (Schnauze)	1	0.833	0 ==>	1
	11 (Nackenlappen)	1	0.500	1 ==>	0
	22 (Cristae)	1	1.000	0 ==>	1
	24 (akzessorische Akrosommembr)	1	1.000	0 ==>	1
	26 (Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	0 -->	1
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.500	1 -->	0
	37 (Nephridialdrüse)	1	0.500	1 ==>	0
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	3 ==>	0
node_22 --> Campanilidae	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	2 -->	1
	4 (Protoconch_I+II)	1	0.333	0 -->	1
	6 (Periostracum)	1	0.600	0 ==>	2
	21 (elektronendichte Lage)	1	1.000	0 ==>	1
	29 (Zygoneurie)	1	0.500	0 ==>	1
	30 (Osphradium)	1	0.750	0 ==>	2
	31 (Si1,_Si2-Zellen)	1	0.500	1 -->	0
	40 (RZdentikel)	1	0.400	1 ==>	0
	42 (RZschaftdentikel)	1	0.500	0 ==>	1
	48 (MZschaber)	1	0.200	0 -->	1
node_22 --> node_21	50 (äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 -->	5
	3 (Skulptur)	1	0.600	1 -->	0
	14 (Mantelrandausprägung)	1	0.600	1 -->	0
	23 (apikales Bläschen)	1	1.000	0 ==>	1
	25 (Mitochondrienform)	1	0.500	0 ==>	1
	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	1 ==>	2
	38 (RZSchaft)	1	0.600	1 ==>	0
node_21 --> node_17	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	5 ==>	1
	1 (Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==>	0
	5 (Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 -->	1
	9 (Schnauze)	1	0.833	1 -->	0
	19 (pallialer Gonodukt)	1	0.500	0 -->	1
	20 (Penis)	1	0.800	0 ==>	3
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.500	0 -->	1
	43 (RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	0 ==>	2
	46 (LZDentikel)	1	0.400	2 -->	1
node_17 --> Littorinoidea	51 (innerer_+_äußerer_MZ)	1	0.500	0 ==>	1
	38 (RZSchaft)	1	0.600	0 ==>	3
	39 (RZschaftbreite)	1	0.333	0 ==>	1
	41 (RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	0 ==>	2
node_17 --> Truncatelloidea	44 (RZschaft,_flügelartige_Erw)	1	0.500	0 ==>	1
	9 (Schnauze)	1	0.833	0 -->	3
	12 (Epipodialtentakel)	1	0.500	0 ==>	1
	15 (Manteltentakel)	1	0.500	0 ==>	2
	27 (Paraspermatozoa)	1	1.000	2 ==>	0
	34 (Speicheldrüsen)	1	0.500	1 -->	2
	35 (Oesophagaldrüsen)	1	1.000	0 ==>	1
	42 (RZschaftdentikel)	1	0.500	0 ==>	1
	48 (MZschaber)	1	0.200	0 -->	1
	49 (innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	1 ==>	4

Fortsetzung Anhang III-2. Merkmalswechsel ("character change lists") und Liste der Apomorphien ("apomorphy lists") der morphologischen Analyse mit gleicher Merkmalsgewichtung. Der Baum und die Nummerierung der Knoten ("nodes") entsprechen dem strikten Konsensus Baum aus Abb. 16. Für die Kodierung der Merkmale ("character") und ihre Nummerierung s. S. 43 ff.

node_21 --> node_18	50	(äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 --> 3
	7	(Operculumstyp)	1	0.667	0 ==> 2
	8	(Nucleusposition)	1	0.500	0 ==> 1
	9	(Schnauze)	1	0.833	1 --> 4
	10	(Nahrungsrinne)	1	0.333	1 --> 0
	20	(Penis)	1	0.800	0 --> 3
	27	(Paraspermatozoa)	1	1.000	2 --> 3
	29	(Zygoneurie)	1	0.500	0 ==> 1
	38	(RZSchaft)	1	0.600	0 --> 1
	39	(RZSchaftbreite)	1	0.333	0 ==> 1
	41	(RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	0 ==> 3
	48	(MZschaber)	1	0.200	0 ==> 1
	49	(innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	1 --> 0
	50	(äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 --> 0
node_18 --> Trichotropidae	3	(Skulptur)	1	0.600	0 ==>{13}
	6	(Periostracum)	1	0.600	0 ==> 3
	9	(Schnauze)	1	0.833	4 --> 5
	18	(Gonaden)	1	1.000	0 ==> 1
	30	(Osphradium)	1	0.750	0 ==> 2
	40	(RZdentikel)	1	0.400	1 ==>{02}
node_18 --> Strombidae	46	(LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 0
	1	(Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==> 2
	2	(Aperturform)	1	0.667	1 ==> 2
	14	(Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 2
	20	(Penis)	1	0.800	3 --> 4
	27	(Paraspermatozoa)	1	1.000	3 --> 4
	33	(Augen)	1	0.750	0 ==> 1
	34	(Speicheldrüsen)	1	0.500	0 --> 1
	38	(RZSchaft)	1	0.600	1 --> 2
	49	(innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	0 --> 3
node_21 --> node_20	50	(äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	0 --> 3
	5	(Protoconch-Skulptur_(II))	1	0.667	0 ==> 2
	6	(Periostracum)	1	0.600	0 ==> 1
	13	(laterale Epipodialfurche)	1	1.000	0 ==> 1
	33	(Augen)	1	0.750	0 ==> 3
	43	(RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	0 ==> 1
	45	(RZschaberoberkante)	1	1.000	0 ==> 1
	47	(MZschaft)	1	0.333	1 ==> 0
	49	(innerer_MZ,_Dentikel)	1	0.714	1 ==> 2
	50	(äußerer_MZ,_Dentikel)	1	0.500	1 --> 2
node_20 --> Laeviphitus	1	(Siphonalkanal)	1	0.500	1 ==> 0
	8	(Nucleusposition)	1	0.500	0 ==> 1
node_20 --> node_19	10	(Nahrungsrinne)	1	0.333	1 ==> 0
	11	(Nackenlappen)	1	0.500	0 ==> 1
	16	(Kieme)	1	1.000	2 ==> 1
	17	(Lage der Gonaden)	1	1.000	0 ==> 1
	26	(Anzahl Mitochondrien)	1	0.667	1 ==> 2
	36	(Ernährung)	1	1.000	0 ==> 2
	43	(RZbasis mit medianen Auslä)	1	0.667	1 ==> 2
	2	(Aperturform)	1	0.667	1 ==> 0
	29	(Zygoneurie)	1	0.500	0 ==> 1
	6	(Periostracum)	1	0.600	1 ==> 3
node_19 --> Alviniconcha	14	(Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 3
	21	(elektronendichte Lage)	1	1.000	0 ==> 2
	46	(LZDentikel)	1	0.400	2 ==> 1
node_20 --> Provanna	15	(Manteltentakel)	1	0.500	0 ==> 1
	38	(RZSchaft)	1	0.600	0 ==> 3
	39	(RZschaftbreite)	1	0.333	0 ==> 2
	40	(RZdentikel)	1	0.400	1 ==> 0
	41	(RZ_Schaft,_Stege)	1	0.400	0 ==> 2
	3	(Skulptur)	1	0.600	0 ==>{34}
node_20 --> Desbruyeresia	3	(Skulptur)	1	0.600	0 ==> 2
	4	(Protoconch_I+II)	1	0.333	0 --> 1
	12	(Epipodialtentakel)	1	0.500	0 ==> 1
	14	(Mantelrandausprägung)	1	0.600	0 ==> 1
	15	(Manteltentakel)	1	0.500	0 ==> 1
	33	(Augen)	1	0.750	0 ==> 3
	47	(MZschaft)	1	0.333	1 ==> 0
node_21 --> Abysochrysos					

BILDTAFELN

Tafel 1

Abb.a-i Schalen verschiedener *Provanna*-Arten

Abb.a) *P. segonzaci*, Paratyp, 8,0 x 4,9 mm, Fiji Basin

Abb.b) *P. admetoides*, Paratyp, 7,4 x 5,1 mm, Florida Escarpment

Abb.c) *P. sculpta*, Paratyp, 7,0 x 4,1 mm, Louisiana Slope

Abb.d) *P. goniata*, Holotyp, 11,2 x 6,9 mm, Guaymas Basin

Abb.e) *P. laevis*, Paratyp, 4,4 x 2,9 mm, Guaymas Basin

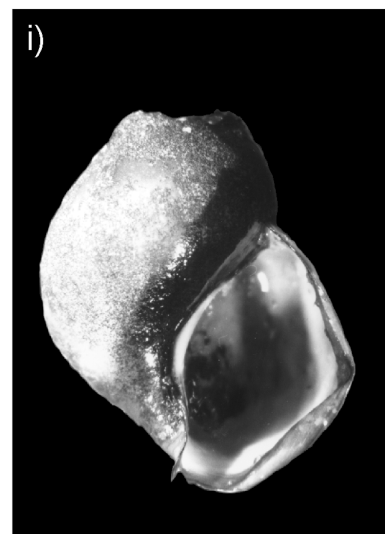
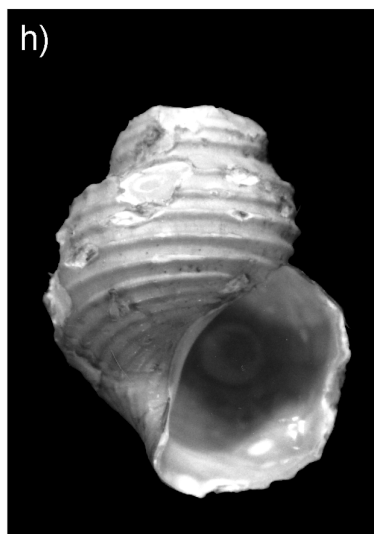
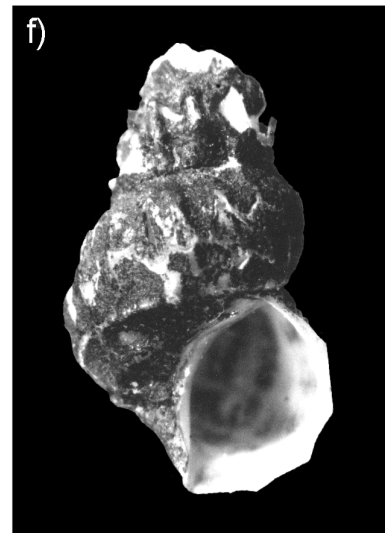
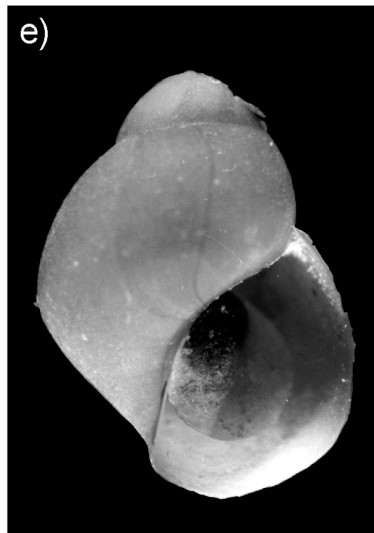
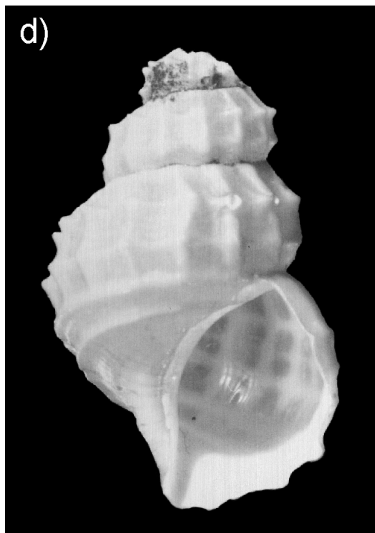
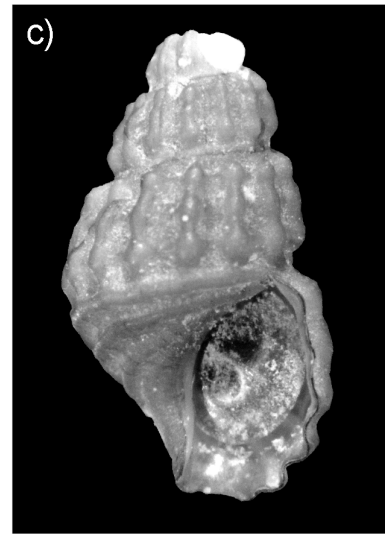
Abb.f) *P. ios*, 6,2 x 3,9 mm, East Pacific Rise 21°N

Abb.g) *P. lomana*, Holotyp, 7,4 x 5,2mm, off Point Loma

Abb.h) *P. macleani*, Paratyp, 7,3 x 5,5 mm, Oregon Margin

Abb.i) *P. variabilis*, 7,1 x 5,0 mm, Axial Seamount

Tafel 1



Tafel 2

Abb. a-i Schalen verschiedener *Provanna*-Arten

Abb.a) *P. aff. lomana*, 6,1 x 4,5 mm, Derjugin Basin

Abb.b) *P. lomana*, 4,1 x 3,5 mm, Cascadia subduction zone

Abb.c) *P. laevis*, 6,0 x 4,6 mm, Cascadia subduction zone

Abb.d) *P. pacifica*, 4,2 x 3,1 mm, Cascadia subduction zone

Abb.e) *P. pacifica*, 5,5 x 4,1 mm, Oregon Margin

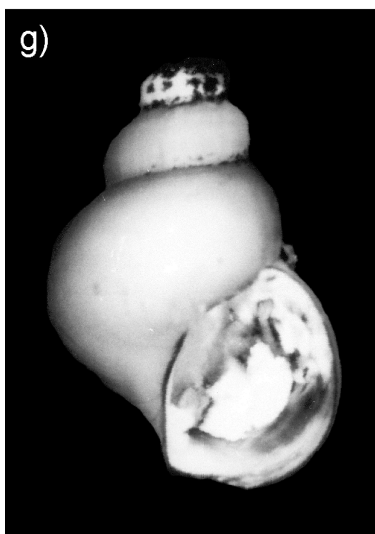
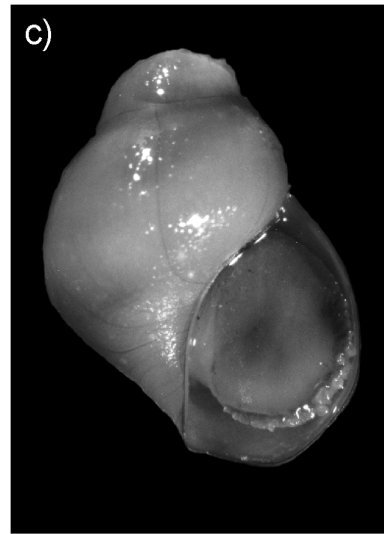
Abb.f) *P. macleani*, 5,7 x 4,7 mm, Oregon Margin

Abb.g) *P. variabilis*, 4,1 x 2,9 mm, Endeavour Segment

Abb.h) *P. variabilis*, 5,7 x 3,5 mm, Explorer Ridge

Abb.i) *P. variabilis*, 7,6 x 5,5 mm, Explorer Ridge

Tafel 2



Tafel 3

Abb.a-f *Ifremeria nautiliei*, Manus Basin

Abb.a) Schale mit Weichkörper, 92,9 x 90,7 mm

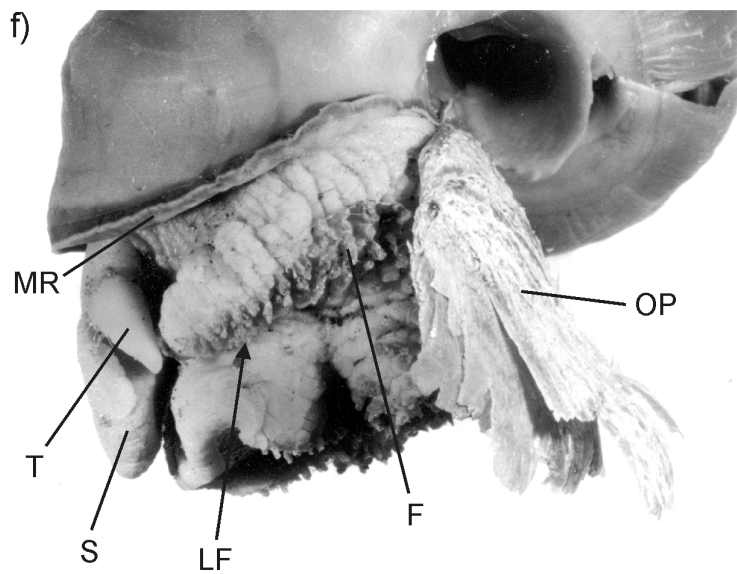
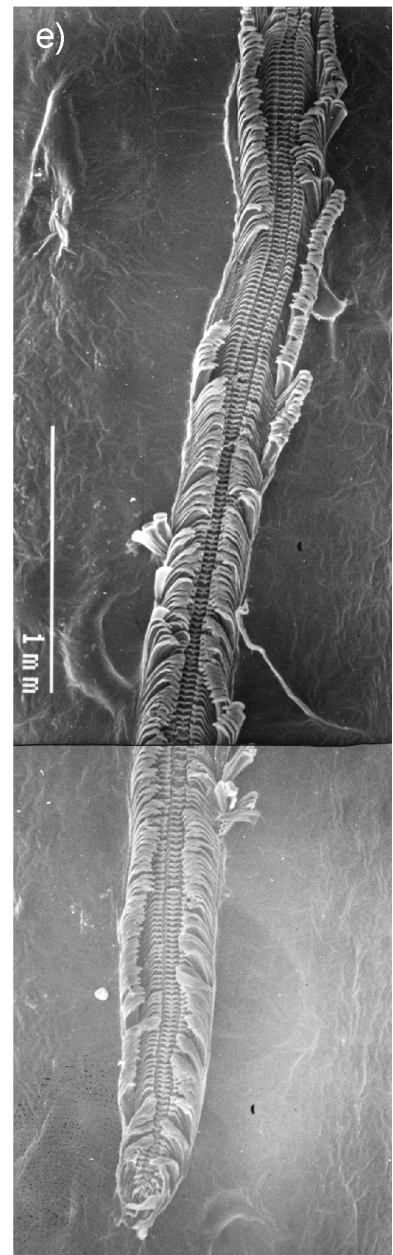
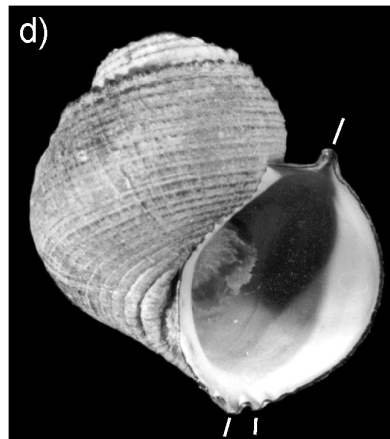
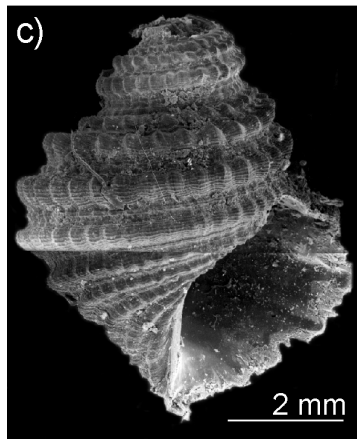
Abb.b) selbes Exemplar wie in Abb. a, korrodierter Apex

Abb.c) Juvenilschale, Außenlippe der Apertur beschädigt, Apex korrodiert

Abb.d) Schale mit Weichkörper, 35,6 x 32,1 mm

Abb.e) Radula, Übersicht

Abb.f) Weichkörper von lateral, Durchmesser 5 cm; Epipodium mit hornigen Fortsätzen (F) und lateraler Furche (LF); Operculum (OP) mit ausgefranstem Rand; Schnauze (S), Kopftentakel (T); Mantelrand (MR)



Tafel 4

Abb.a-e Radula von *Ifremeria nautiliei*, Manus Basin

Abb.a) Übersicht; äußerer Marginalzahn (äMZ), innerer Marginalzahn (iMZ), Lateralzahn (LZ), Rhachiszahn (RZ)

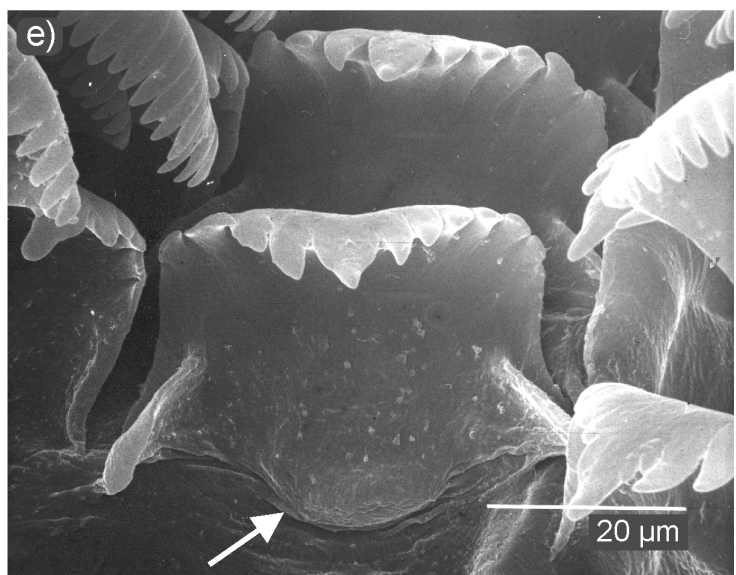
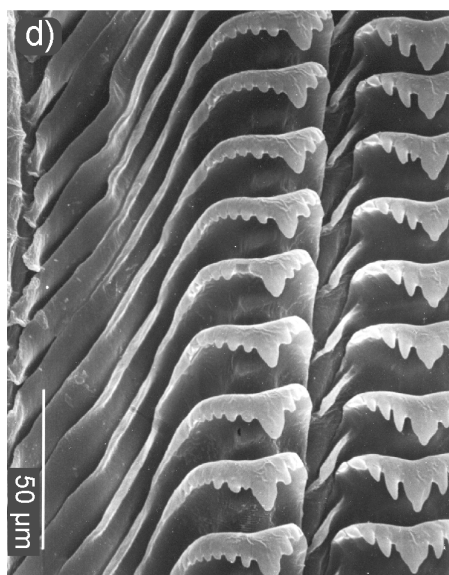
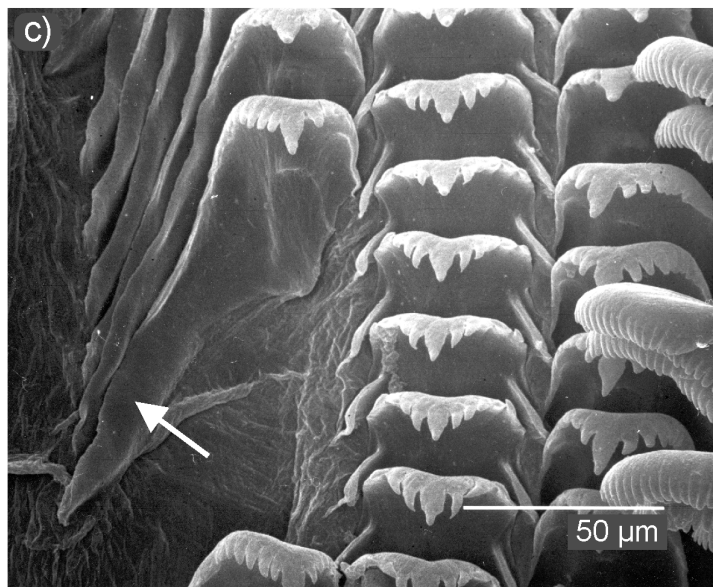
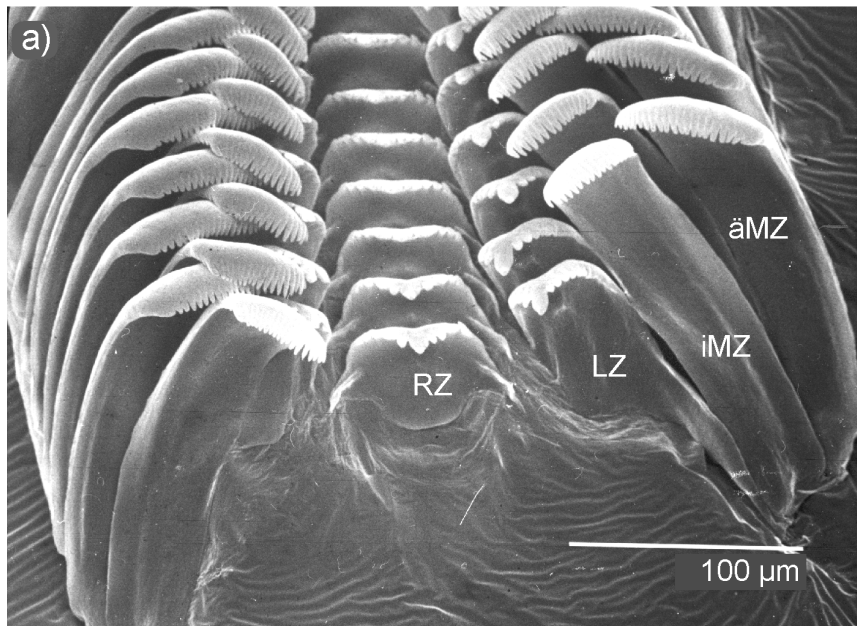
Abb.b) Schaber der Marginalzähne

Abb.c) Rhachis- und Lateralzähne, Pfeil: seitlich lang ausgezogener Teil des Lateralzahns

Abb.d) Rachis- und linker Lateralzahn

Abb.e) Rhachiszahn eines juvenilen Exemplars, Pfeil: breiter medianer Ausläufer an Rachiszahnbasis

Tafel 4



Tafel 5

Abb.a-g *Alviniconcha hessleri*, Manus Basin

Abb.a) Juvenilschale mit Protoconch

Abb.b) Schale mit haarigem Periostracum, Schalenhöhe: 35mm, apikale Windungen fehlen

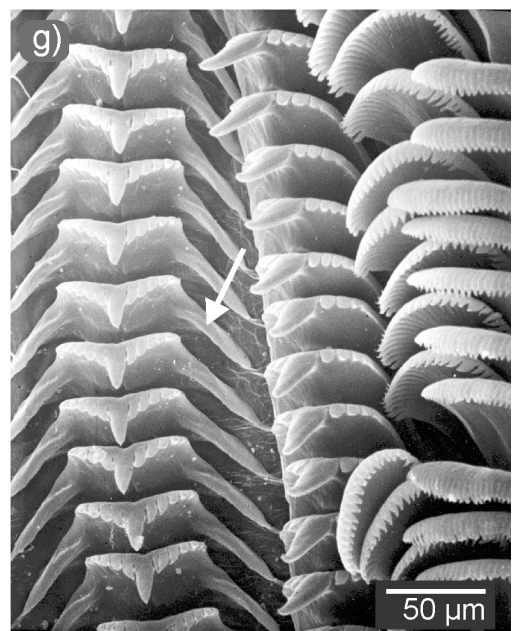
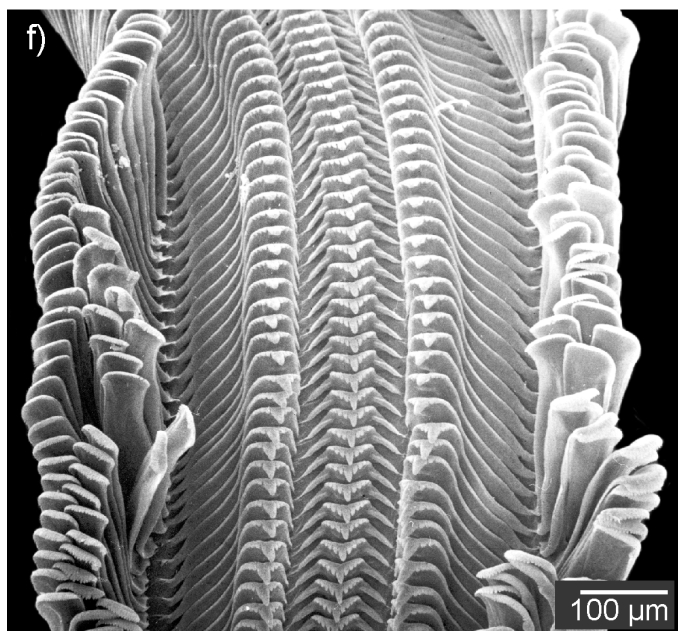
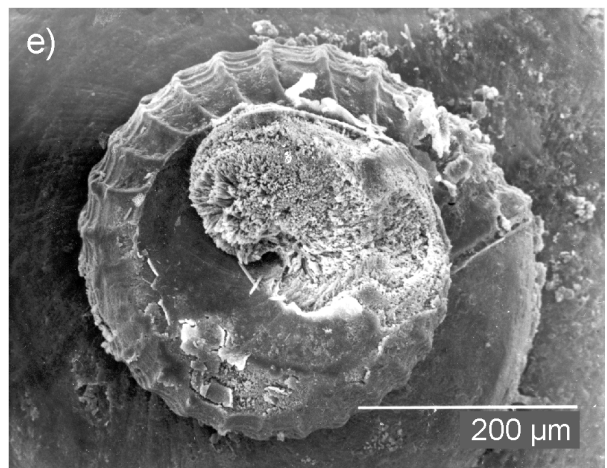
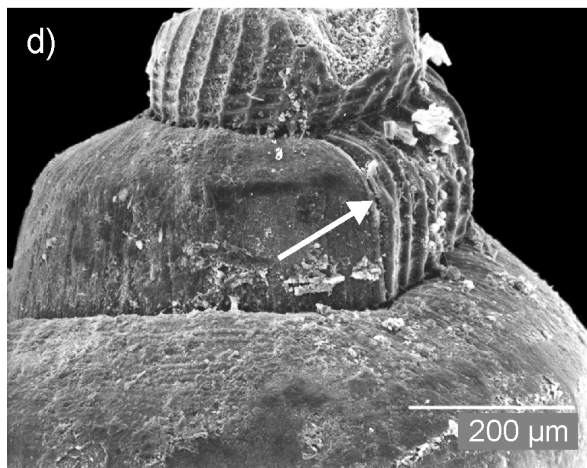
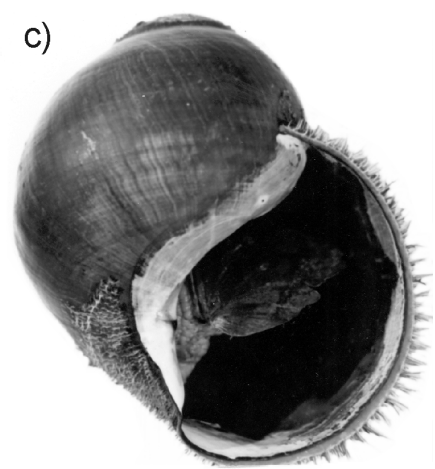
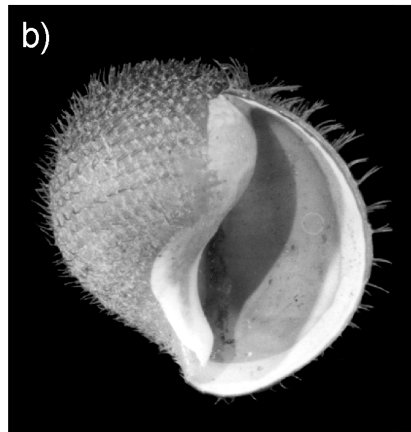
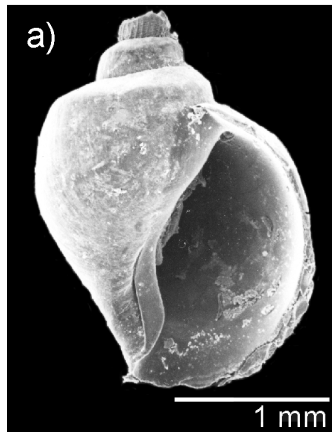
Abb.c) Schale mit Weichkörper, Schalenhöhe: 90,2 mm, Periostracum auf letzter Windung z.T. fehlend

Abb.d) gleiches Exemplar wie in Abb. a, Protoconchskulptur (PII), Pfeil: Grenze zwischen Protoconch und Teleoconch

Abb.e) gleiches Exemplar wie in Abb. a, Protoconch von apikal, Apex bzw. PI fehlt

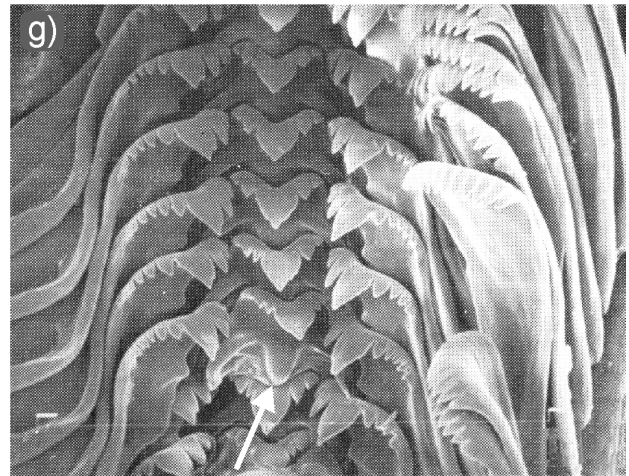
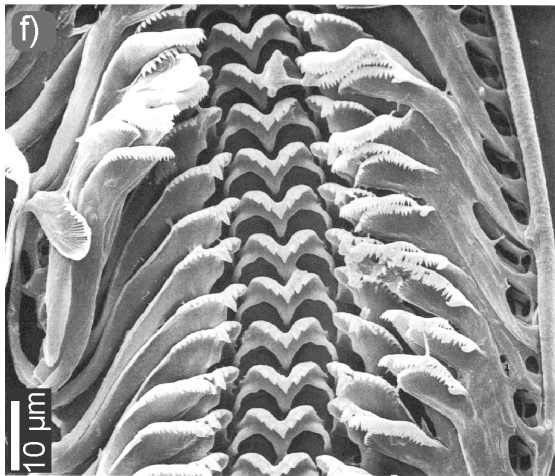
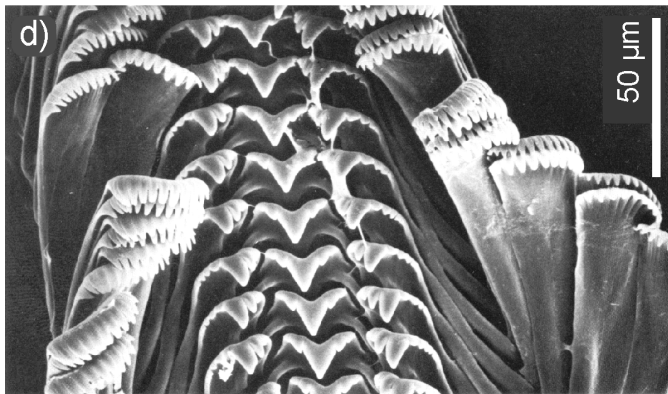
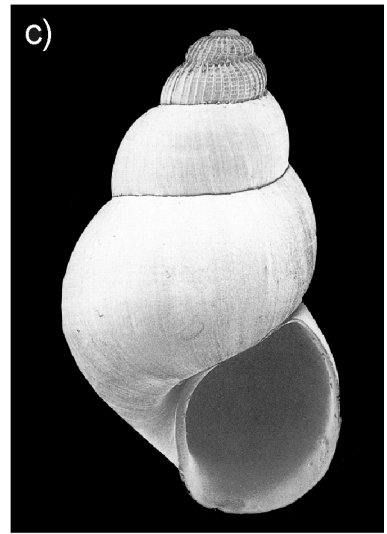
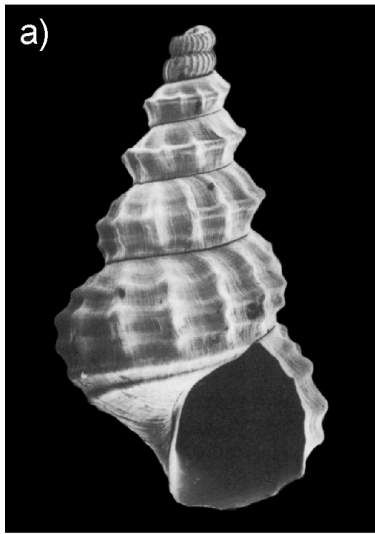
Abb.f) Radula, Übersicht

Abb.g) Ausschnitt aus Abb. f, laterale Ausläufer am Rhachiszahn (Pfeil) kräftiger als bei *Ifremeria*



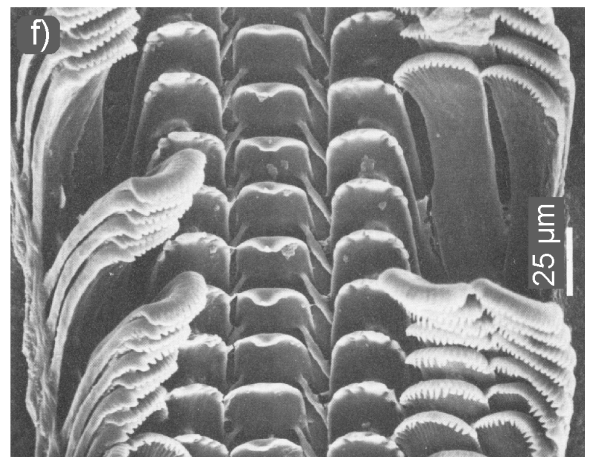
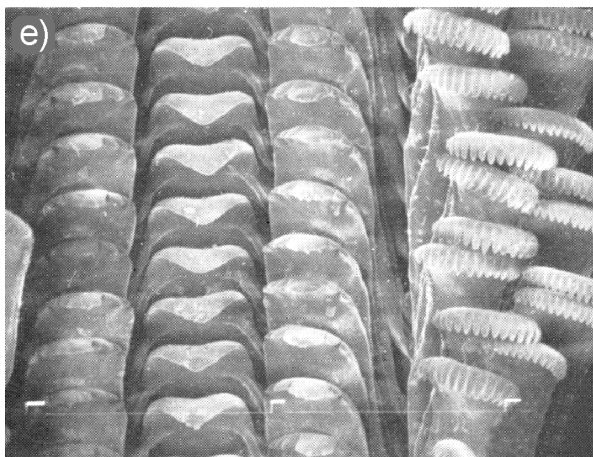
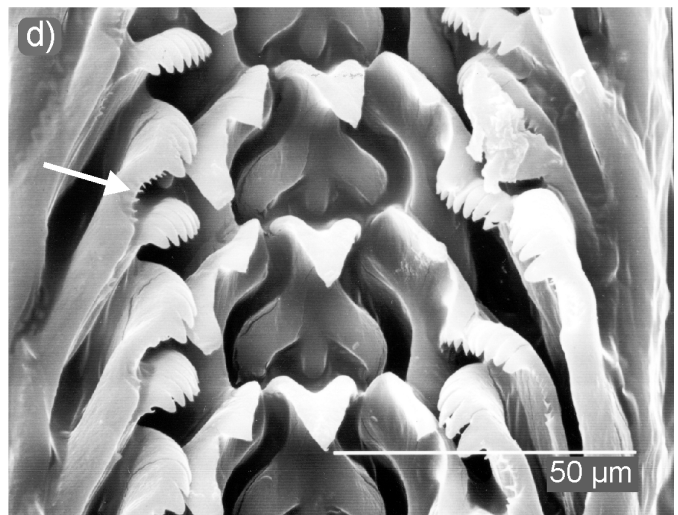
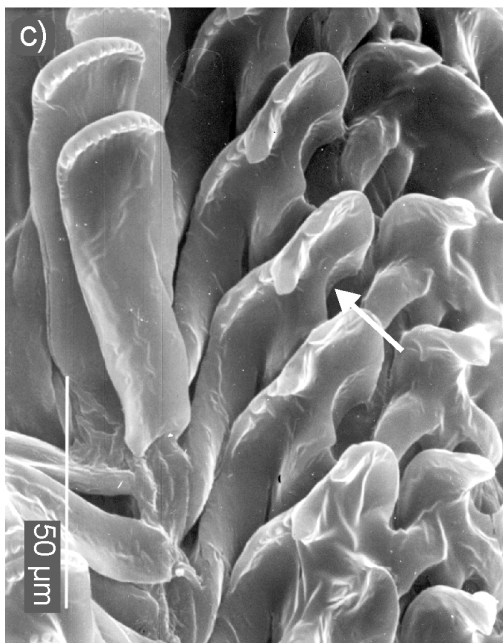
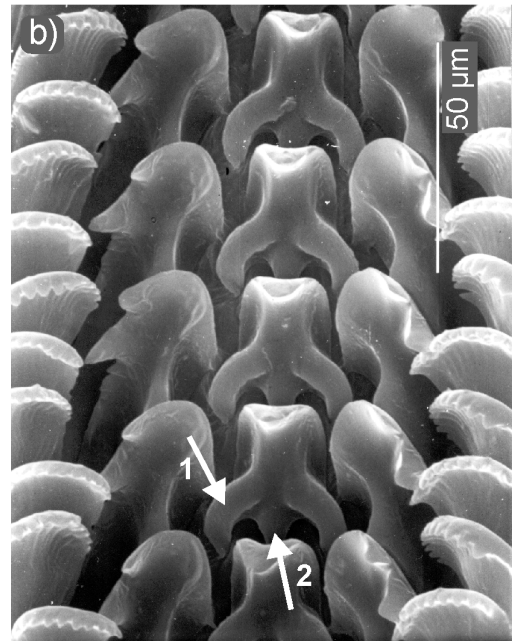
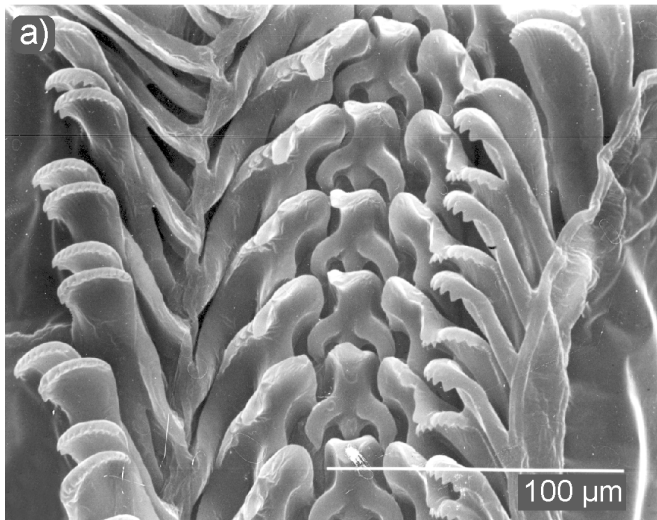
Tafel 6

- Abb.a) *Desbruyeresia cancellata*, Schale mit Protoconch, Schalenhöhe: 2,8 mm, Fiji Basin, aus: WARÉN & BOUCHET (1993), Fig. 54
- Abb.b) *Desbruyeresia spinosa*, Schale, Schalenhöhe 7,4 mm, Fiji Basin, aus: WARÉN & BOUCHET (1993), Fig. 54
- Abb.c) *Laeviphitus desbruyeresi*, Schale mit Protoconch, Schalenhöhe 1,84 mm, Mid Atlantic Ridge, aus: WARÉN & BOUCHET (2001), Fig. 34e
- Abb.d) *Desbruyeresia cancellata*, Radula, Fiji Basin, aus: WARÉN & BOUCHET (1993), Fig. 55
- Abb.e) *Desbruyeresia spinosa*, Radula, Fiji Basin, aus: WARÉN & BOUCHET (1993), Fig. 56
- Abb.f) *Laeviphitus desbruyeresi*, Radula, ohne Dentikel am Rhachiszahnschaft, Mid Atlantic Ridge, aus: WARÉN & BOUCHET (2001), Fig. 36a
- Abb.g) *Desbruyeresia marianaensis*, Radula, Mariana Back-Arc Basin, aus: OKUTANI (1990), Fig. 7



Tafel 7

- Abb.a-d** Radula von *Provanna variabilis*, Axial Seamount
- Abb.a) Übersicht
- Abb.b) Rhachis- und Lateralzähne, Pfeil 1: nach unten gebogene laterale Stege am Rhachiszahn, Pfeil 2: medianer Ausläufer an Rhachiszahnbasis
- Abb.c) linke Radulahälfte, Pfeil: Einbuchtung an Innenkante des Lateralzahns
- Abb.d) Übersicht, weiteres Exemplar, Pfeil: feine Zähnelung an Außenkante des Marginalzahns
- Abb.e) Radula von *Provanna nassariaeformis*, Mariana Basin, Übersicht, aus: OKUTANI (1990), Fig.5, (Maßstab fehlt im Original)
- Abb.f) Radula von *Provanna buccinoides*, Lau Basin, Übersicht, aus: WARÉN & BOUCHET (1993), Fig.56A



Tafel 8

Abb.a, b Radula von *Provanna macleani*, Oregon Margin, reduzierter Rhachiszahn und Innenkante des Lateralzahns ohne Einbuchtung

Abb.a) Übersicht

Abb.b) Detail aus Abb.a, Rhachiszahn (RZ) reduziert, Pfeil: Innenkante des Lateralzahns (LZ) ohne Einbuchtung

Abb.c, d Radula von *Provanna pacifica*, Oregon Margin

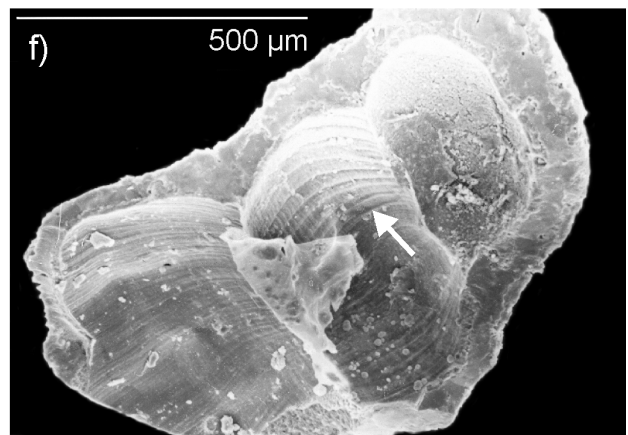
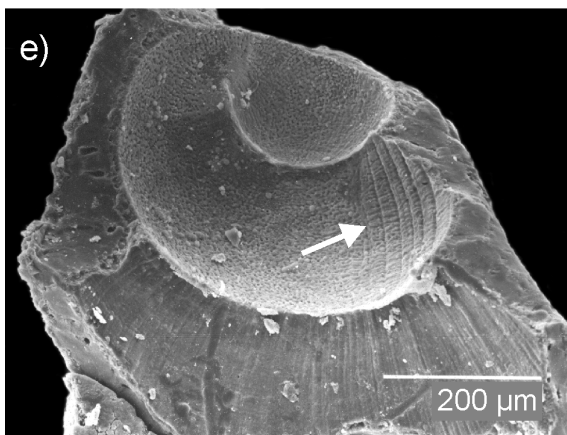
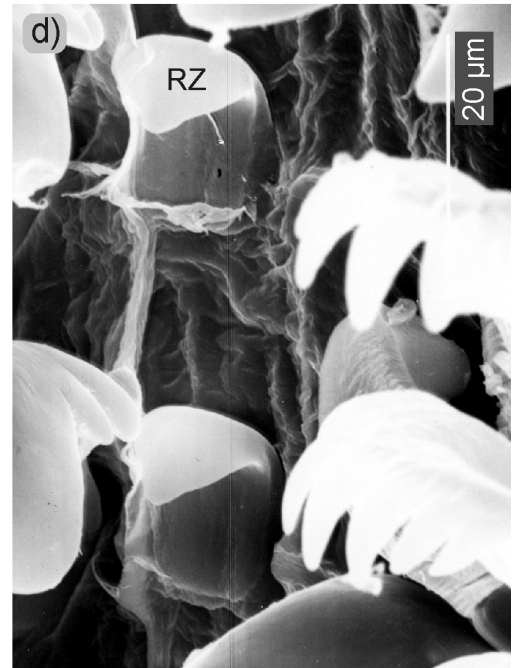
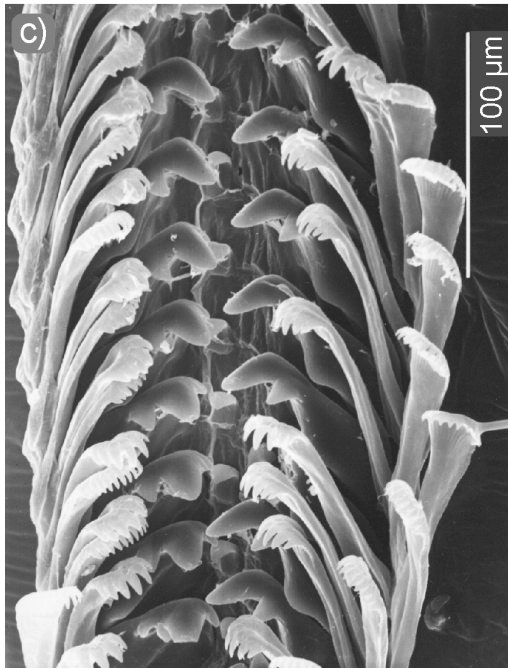
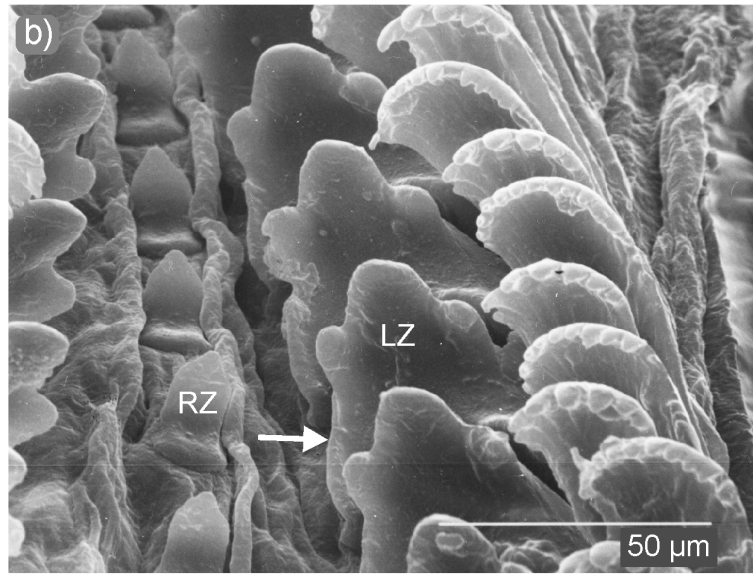
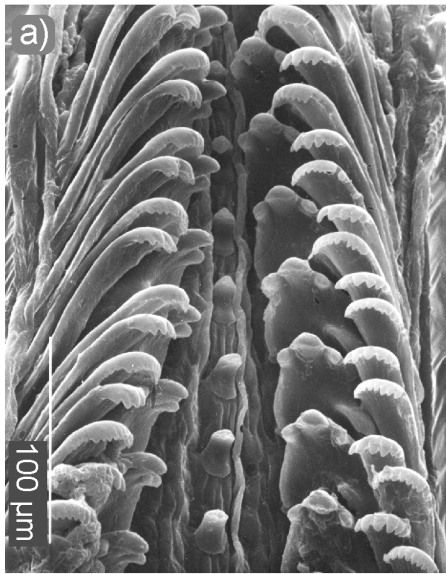
Abb.c) Übersicht

Abb.d) Detail aus Abb.c, reduzierter Rhachiszahn (RZ)

Abb.e, f *Provanna variabilis*, Explorer Ridge , Protoconch

Abb.e) Pfeil: Grenze zwischen PI und PII

Abb.f) Pfeil: Grenze zwischen PII und Teleoconch



Tafel 9

Abb.a-f Radulae verschiedener Caenogastropoda

Abb.a) *Strombus decorus*, Stromboidea, Rhodos, Übersicht

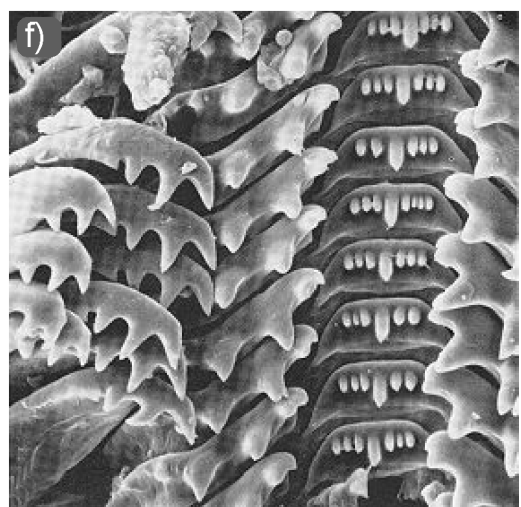
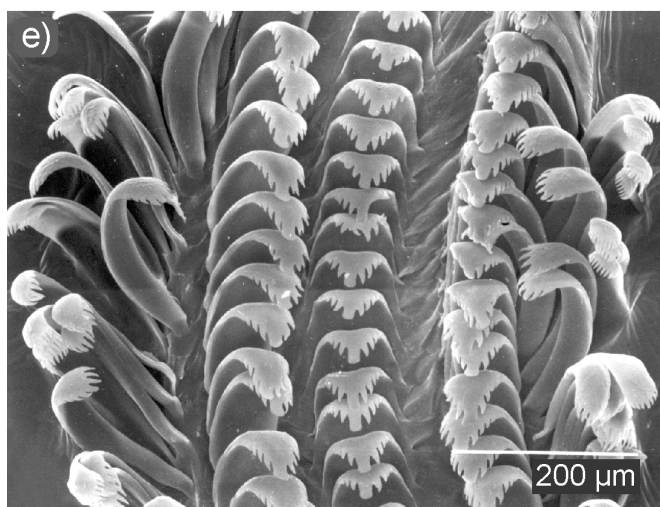
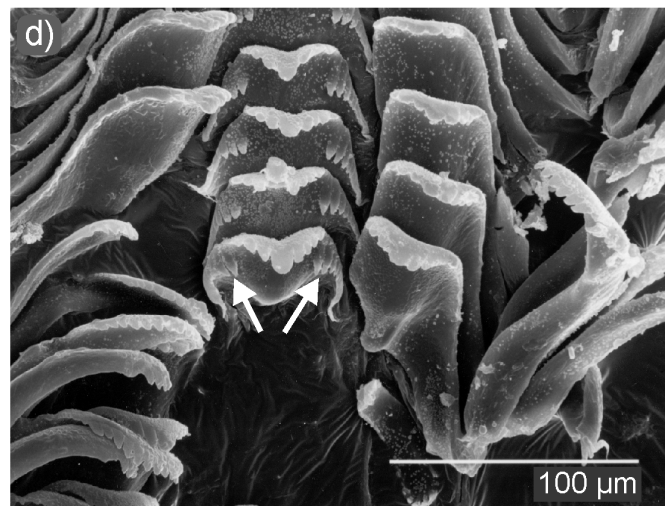
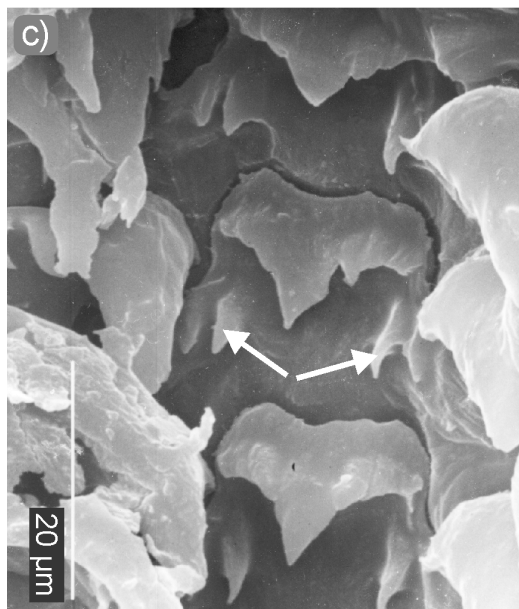
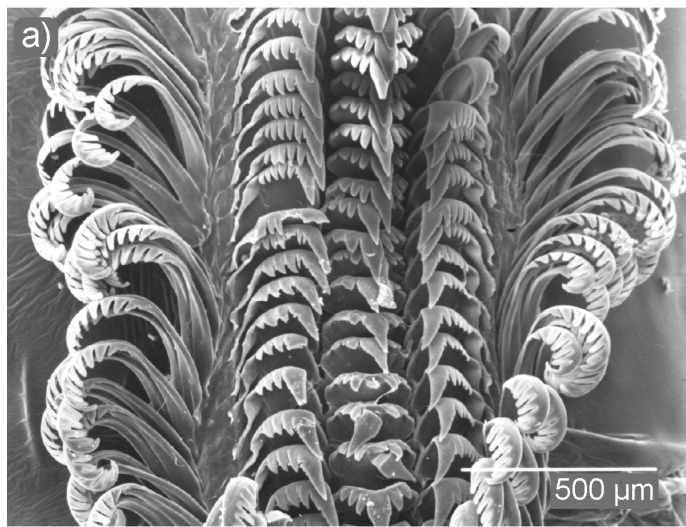
Abb.b) Ausschnitt aus Abb.a, Lateral- und Marginalzähne, Marginalzahndentikel nur am Innenrand

Abb.c) *Rissoa variabilis*, Truncatelloidea, Kos, Rhachiszahn, Pfeil: Dentikel an Rhachiszahnschaft

Abb.d) *Bithynia tentaculata*, Truncatelloidea, Briesetal, Rhachis- und Lateralzähne, Pfeil: Dentikel an Rhachiszahnschaft

Abb.e) *Viviparus viviparus*, Ampullaroidea, Briesetal, Radula, Übersicht

Abb.f) *Abyssochrysos melanoides*, Loxonematoidea, Übersicht, aus: HOUBRICK (1979), Fig. 5b



Tafel 10

Abb.a-f Radulae verschiedener Caenogastropoda

Abb.a) *Bittium reticulatum*, Cerithioidea, Giglio, Pfeil: Querstege am Rhachiszahnschaft

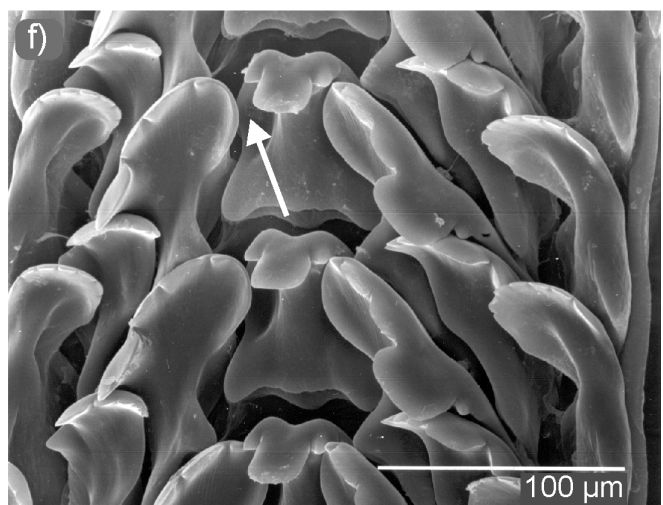
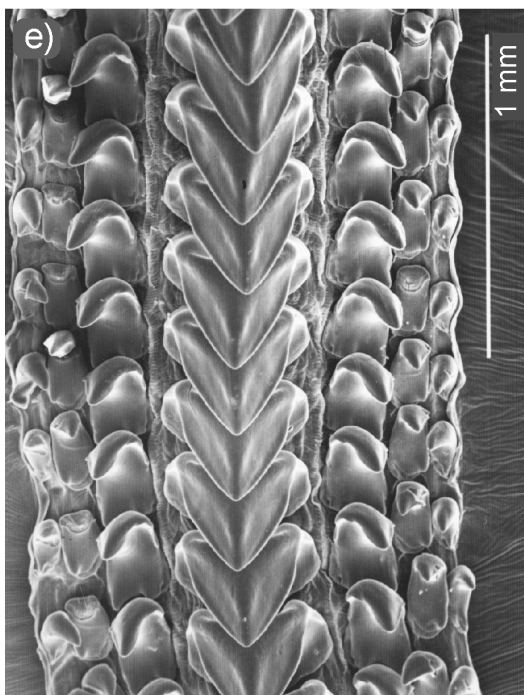
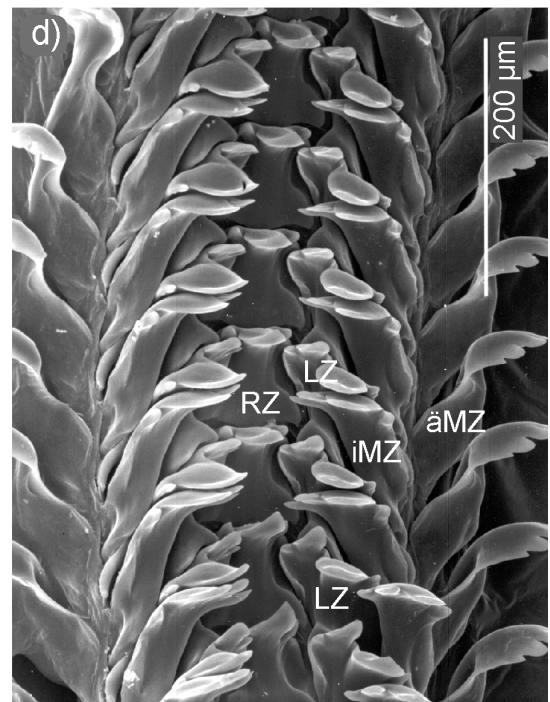
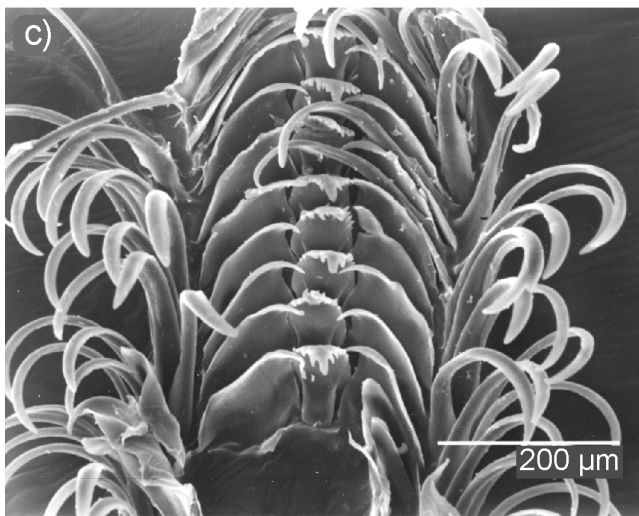
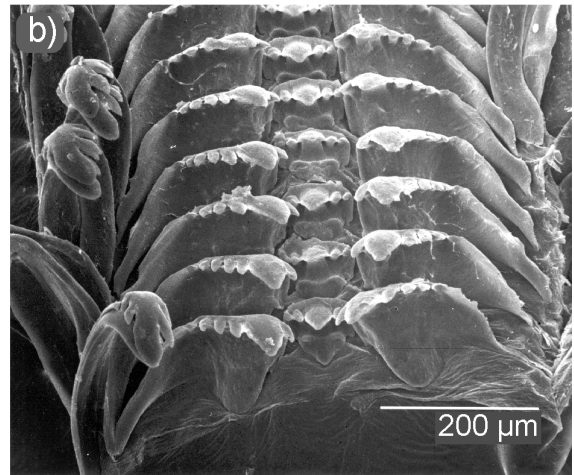
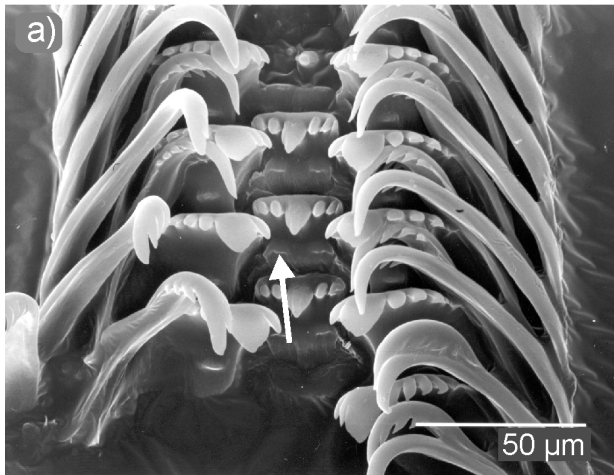
Abb.b) *Cerithium vulgatum*, Cerithioidea, Rab

Abb.c) *Aporrhais pespelecani*, Stromboidea, Multimar Tönning

Abb.d) *Littorina littorea*, Littorinoidea, Piriac, Lateralzahn (LZ) und innerer Marginalzahn (iMZ) verschachtelt, Rhachiszahn (RZ), äußerer Marginalzahn (äMZ)

Abb.e) *Luria lurida*, Cypraeoidea, Giglio

Abb.f) *Littorina obtusata*, Littorinoidea, Roscoff, Pfeil: flügelartige Erweiterung am Rhachiszahnschaft



Tafel 11

Abb.a-c, e *P. variabilis*, Axial Seamount

Abb.a) Querschnitt im vorderen Bereich der Mantelhöhle eines Männchens; Columellar Muskel (CM), Hypobranchialdrüse (Hyp), Kiemenlamellen (KL), Mantelhöhle (MH), Oesophagus (Oe), Osphradium (OS), pallialer Gonodukt (PG) zur Mantelhöhle geöffnet, Prostata (Pr), Rectalsinus (RS), Rectum (R)

Abb.b) Querschnitt durch das Osphradium; laterale Cilienbänder (CB), Osphradialganglion (OG)

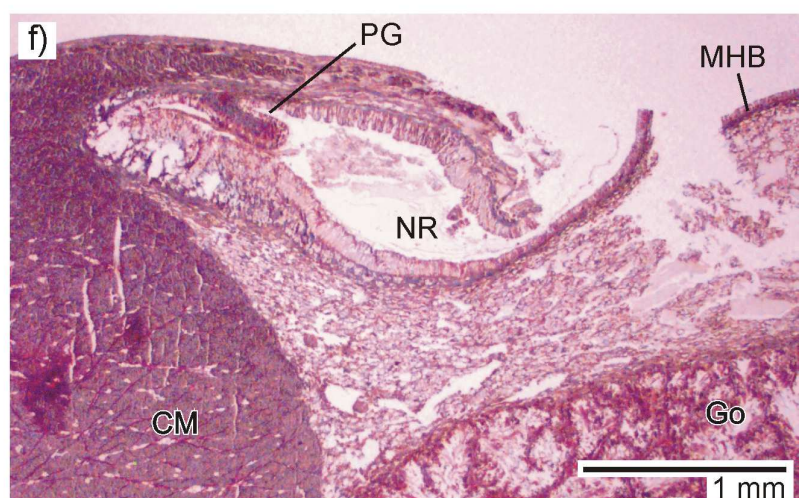
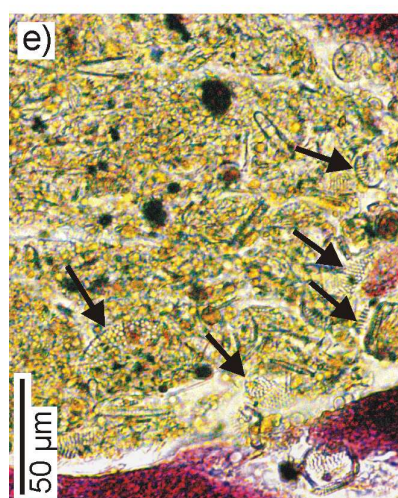
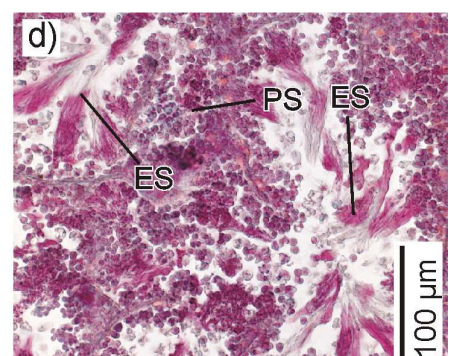
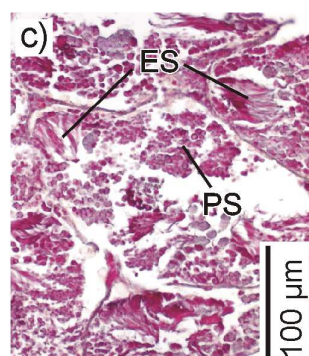
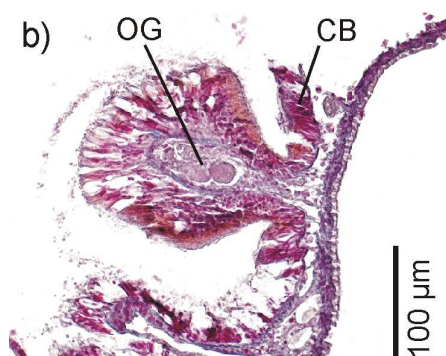
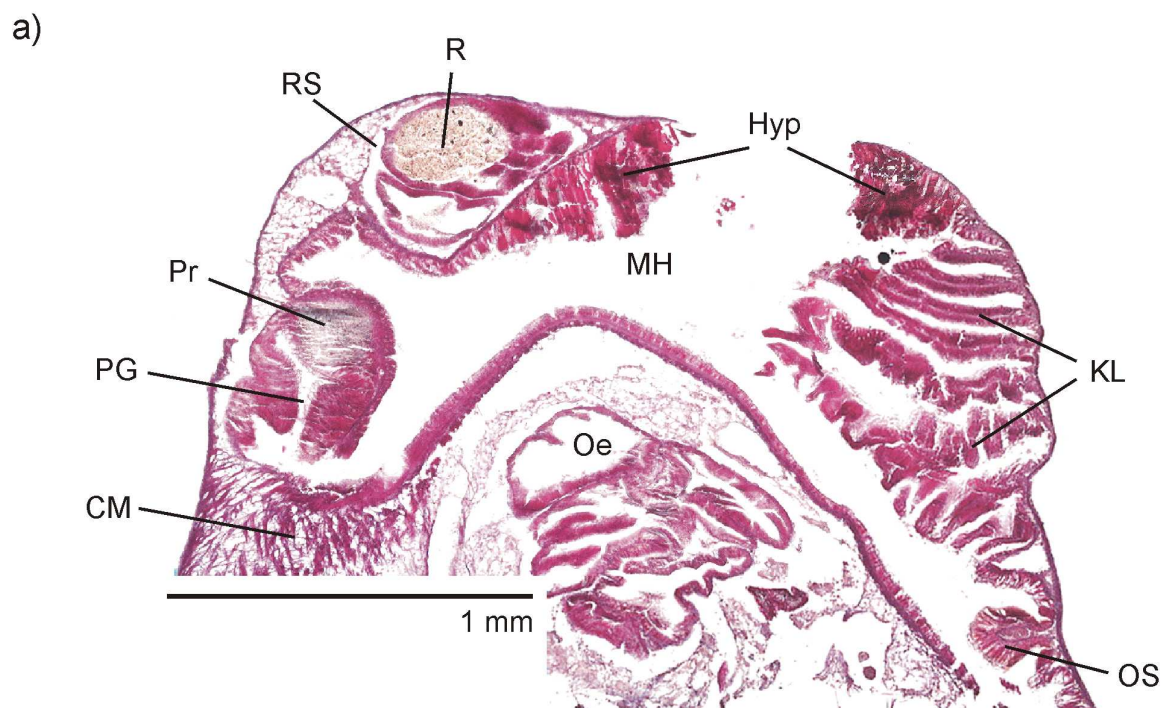
Abb.c) Testis quer, Euspermatozoa in Bündeln (ES), runde Paraspermatozoa (PS)

Abb.e) Inhalt des Rectums, Pfeile: Schalen von Diatomeen

Abb.d, f *Ifremeria nautilei*, Manus Basin

Abb.d) Testis quer, Euspermatozoa in Bündeln (ES), runde Paraspermatozoa (PS)

Abb.f) Mantelhölenboden quer im Bereich der Nahrungsrinne (NR); Mantelhölenboden (MH), pallialer Gonodukt (PG)



Tafel 12

- Abb.a) *Ifremeria nautiliei*, Manus Basin; Testis, Euspermatozoa längs und quer im Bereich des Nucleus und Mittelstückes. Akrosom aufgrund des schlechten Materialzustands nicht zu erkennen, (TEM-Aufnahme, 6000x). Ax: Axonem, N: Nucleus, MM: Mittelstückmitochondrien
- Abb.b-c** *Provanna variabilis*, Axial Seamount
- Abb.b) Weichkörper von lateral, Mantel abpräpariert. LF: laterale Furche, MR: Mantelrand, ÖF: Öffnung der Fußdrüse, Op: Operculum, S: Schnauze, T: Kopftentakel
- Abb.c) Manteldach mit Kieme und Osphradium von ventral. CB: laterale Cilienbänder, K: Kieme, Os: Osphradium
- Abb.d-e** *Provanna variabilis*, Axial Seamount
- Abb.d) Längsschnitt durch eine Kiemenlamelle, (TEM-Aufnahme, 4800x). B: vermutlich Bakterien, BL: Blutlakune, BT: Bakterientasche, Ci: Cilien (längs und quer), K: Kanal der Bakterientasche zur Kiemenoberfläche, N: Nucleus
- Abb.e) Zellen der Kiemenlamelle, quer, (TEM-Aufnahme, 7000x). B: vermutlich Bakterien, N: Nucleus

